Untersuchungen über den Lichtgenuss der Pflanzen im arktischen Gebiete

(Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete)

(III. Abhandlung)

von

J. Wiesner,
w. M. k. Akad.

(Mit 3 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 3. Mai 1900.)

Meine bisher über den Lichtgenuss der Pflanzen veröffentlichten Untersuchungen erstreckten sich hauptsächlich auf die gemäßigte Zone, ferner auf das heißfeuchte Tropen- und auf das subtropische Xerophytengebiet.[1]

Die vorliegende Abhandlung wird sich in erster Linie mit dem Lichtgenusse der Pflanzen des arktischen Vegetationsgebietes beschäftigen, aber auch dieses in Vergleich zu setzen versuchen mit dem Lichtgenusse der Pflanzen anderer Vegetationsgebiete.

Über diesen Gegenstand sind von anderer Seite bisher noch keine messenden Versuche ausgeführt worden. Wohl aber haben bereits meine früher veröffentlichten einschlägigen Studien gezeigt, dass mit der Zunahme der geographischen Breite und der Seehöhe im allgemeinen der Lichtgenuss der

[1] Wiesner, Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. II. Untersuchungen über den Lichtgenuss der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Cairo und Buitenzorg (Java). Diese Sitzungsber., Bd. 104, Juli 1895, S. 605 ff. Ich citiere in den nachfolgenden Blättern diese Abhandlung unter dem Schlagworte: Lichtgenuss.

Pflanzen wächst und überhaupt mit der Abnahme der Wärme der Medien, in welchen die Pflanzen ihre Organe ausbreiten, eine Zunahme des Lichtgenusses erfolgt. Es konnte mithin vorhergesehen werden, dass der Lichtgenuss der Pflanzen, ebenso wie auf den größten pflanzenbewohnten Seehöhen, auch an den äußersten arktischen Grenzen der Vegetation, ein Maximum erreichen werde.[1]

Die Richtigkeit dieser Voraussage thatsächlich zu begründen und überhaupt die Beleuchtungsverhältnisse der hochnordischen Vegetation eingehend zu studieren, war die Aufgabe, welche ich während eines längeren Aufenthaltes im hohen Norden zu lösen versuchte.

Die hohe Akademie der Wissenschaften hat mich durch Gewährung der erforderlichen Mittel in den Stand gesetzt, die große Lücke, welche in meinen Lichtgenuss-Studien klaffte, auszufüllen, wofür ich hier meinen Dank zum Ausdrucke bringe.

Meine Beobachtungen fallen in die Zeit von Mitte Juli bis Mitte September 1897 und wurden in Norwegen und in der Adventbai auf Spitzbergen (78° 12′ N. B.) ausgeführt.

Während der Reise nach dem hohen Norden habe ich jeden Aufenthaltsort in Norwegen zu Beobachtungen über Lichtgenuss benützt; allein zusammenhängende Beobachtungen stellte ich nur an den Orten Drontheim, Tromsö, Hammerfest und insbesondere in der Adventbai an.

Wie bei meinen früheren, den Lichtgenuss der Pflanze betreffenden Untersuchungen habe ich auch bei diesen im nordischen Gebiete durchgeführten möglichst eingehende Beobachtungen über das photochemische Klima angestellt. Das Element des photochemischen Klimas ist die chemische Intensität des gesammten Tageslichtes. Dieses Element ist aber zur Bestimmung des Lichtgenusses *(L)* erforderlich, denn letzterer ist nach meiner Auffassung das Verhältnis der (chemischen) Intensität auf dem natürlichen Standorte der Pflanze *(I′)*

---

[1] Lichtgenuss, S. 709. Als Vergleichsmaßstab dient die untere Grenze des factischen Lichtgenusses, woran ich, um missverständlichen Auffassungen vorzubeugen, gleich hier anmerkungsweise erinnern will.

zur chemischen Intensität des gesammten Tageslichtes (I), nämlich

$$L = \frac{I'}{I} = \frac{1}{I''}.$$

Meine das photochemische Klima des hohen Nordens betreffenden Untersuchungen habe ich bereits veröffentlicht.[1] Die Bestimmungen der chemischen Intensität des gesammten Tageslichtes wurden genau in derselben Weise wie früher in Wien, Cairo und Buitenzorg ausgeführt, so dass die Beobachtungen vollkommen vergleichbar sind. Viele Bestimmungen des Lichtgenusses wurden genau in derselben Weise ausgeführt, namentlich wenn größere Lichtintensitäten im Spiele waren. Bei geringer Intensität des gesammten Tageslichtes verwendete ich der größeren Bequemlichkeit halber[2] auch käufliche photographische Papiere, soweit selbe dem photochemischen Grundgesetze ($It = I't'$ für gleiche Farbentöne) — innerhalb der an und für sich bestehenden Fehlergrenzen der Methode — Genüge leisten. Wenn es sich um die Ermittelung des Wertes $\frac{1}{I''}$ handelt, kann man auch ohne Normalton den gesuchten Wert erhalten, wenn man mit frischem Normalpapier oder den eben genannten käuflichen photographischen Papieren das Verhältnis von $I' : I$ ermittelt. Will man aber den Wert I' oder I in Bunsen-Roscoe'schem Maße ausdrücken, so ist es selbstverständlich am sichersten, wenn man mit Normalpapier operiert.

---

[1] Beiträge zur Kenntnis des photochemischen Klimas im arktischen Gebiete. Denkschriften der kaiserl. Akad. der Wissensch., mathem.-naturw. Classe, Bd. 67 (Juni 1898), im nachfolgenden kurz mit »Arkt. Photochem. Klima« citiert.

[2] Während meines mehrmonatlichen Aufenthaltes in Buitenzorg hatte ich eine gut eingerichtete Dunkelkammer zur Verfügung, konnte also zu jeder beliebigen Zeit Normalpapier herstellen. In Cairo benützte ich die Nacht zur Herstellung des Normalpapieres, welches sich dort länger als bei uns oder gar in Buitenzorg hält. In der Adventbai war während der fortdauernden Tageshelle die Herstellung größerer Mengen von Normalpapier recht umständlich, weshalb ich in der Regel nur für die genauen photoklimatischen Bestimmungen mich dieses Papieres bediente, sonst aber wohl aufbewahrte käufliche photographische Papiere von der oben genannten Qualität verwendete.

In der vorliegenden Abhandlung werde ich in gedrängter Übersicht zunächst jene photoklimatischen Ergebnisse mittheilen, welche zum Verständnisse des Lichtgenusses der Pflanzen erforderlich sind.

I. Photoklimatische Bemerkungen.

1. Alle meine auf das Lichtklima bezugnehmenden Daten drücken chemische Lichtstärke im Bunsen-Roscoe'schen Maße aus. Inwieweit aus diesen Daten auf die Lichtstärke überhaupt zu schließen ist, habe ich bereits früher auseinandergesetzt,[1] komme indes in anderem Zusammenhange weiter unten auf diesen Gegenstand nochmals zurück.

2. Die chemische Intensität des Lichtes befindet sich selbst bei vollkommen unbedeckt erscheinendem Himmel nicht in gerader Abhängigkeit von der Sonnenhöhe. Ebensowenig als man die Temperatur der Luft aus der Sonnenhöhe berechnen kann, ebensowenig lässt sich — selbst bei klar erscheinendem Himmel — hieraus die chemische Lichtstärke ableiten. Selbstverständlich wird die chemische Lichtstärke bei sichtlich bedecktem Himmel in noch höherem Grade von der Sonnenhöhe unabhängig sein. Im letzten Falle sieht man deutlich, dass Zustände der Atmosphäre die chemische Lichtstärke beeinflussen. Aber auch in dem Falle, als der Himmel uns klar vorkommt, herrschen Zustände in der Atmosphäre, welche auf die Lichtstärke einwirken. So wie bei Temperaturbestimmungen muss also auch bei Bestimmung der Lichtstärke die directe Beobachtung herangezogen werden. Eine rechnungsmäßige Bestimmung unter Zugrundelegung der Sonnenhöhe führt in keinem der beiden Fälle zu dem gewünschten Resultate.

3. Meine bisher angestellten Beobachtungen ergaben folgende Reihenfolge der chemischen Lichtintensität für gleiche Sonnenhöhen und anscheinend gleiche Himmelsbedeckung: Buitenzorg, Adventbai, Wien, Cairo. Hammerfest und Tromsö nähern sich in dieser Beziehung der Adventbai, und Drontheim zeigt auch schon eine Annäherung an Wien, wenigstens für die verglichenen Zeitperioden. Die große Licht-

[1] Lichtgenuss, S. 612 ff.

intensität im heißfeuchten Tropengebiete und die relativ geringe im subtropischen Wüstengebiete dürften in erster Linie auf den verschiedenen Grad der Reinheit der Atmosphäre infolge des großen und reichen Regenfalles im ersteren, des geringen und seltenen Regenfalles im letzteren zurückzuführen sein. Während im heißfeuchten Tropengebiete fast täglich starke Regengüsse niedergehen, welche einen großen Theil der in der Atmosphäre suspendierten festen Theilchen beseitigen, bleibt im subtropischen Wüstengebiete der Regen wochen-, ja monatelang aus, wodurch eine starke Ansammlung fester Theilchen in der Atmosphäre stattfinden muss, welche die Lichtstärke abschwächt.

Der Unterschied in der Lichtstärke an den genannten Orten bei gleicher Sonnenhöhe betrifft sowohl das directe Sonnen-, als das diffuse Tageslicht.

Bei gleicher Sonnenhöhe und anscheinend gleicher Sonnenbedeckung oder selbst bei anscheinend unbedecktem Himmel empfängt die Pflanze an den verschiedenen Orten ungleiche Lichtmengen, also bei gleicher Orientierung (z. B. ein frei exponiertes horizontal liegendes Blatt) in Wien (oder Drontheim) mehr als in Cairo, aber weniger als in Buitenzorg oder in der Adventbai.

4. Bei vollkommen bedecktem Himmel wurde im hochnordischen Vegetationsgebiete eine mit der Sonnenhöhe so regelmäßig steigende Lichtintensität gefunden, wie in keinem anderen der von mir untersuchten Vegetationsgebiete.

5. Das Lichtklima des hochnordischen Vegetationsgebietes ist durch eine relativ große Gleichmäßigkeit der Lichtstärke ausgezeichnet, welche in keinem anderen der von mir untersuchten Vegetationsgebiete wahrgenommen wurde.

Diese relativ große Gleichmäßigkeit der Beleuchtung spricht sich zunächst darin aus, dass die täglichen Maxima der Lichtstärke (wegen geringer mittäglicher Sonnenhöhe) relativ niedrig, die täglichen Minima (wegen des Nichtunterganges der Sonne, beziehungsweise wegen geringen Sinkens der Sonne unter den Horizont) hingegen relativ hoch sind.

Es steigen ferner im hochnordischen Vegetationsgebiete die Tageslichtsummen viel langsamer vom Frühlinge zum Sommer und fallen von da an zum Herbste viel langsamer ab

als in mittleren Breiten, während in der Nähe des Äquators diese Werte das ganze Jahr hindurch fast constant bleiben. Auch trägt der Umstand, dass an der arktischen Vegetationsgrenze der Norden um Mitternacht am stärksten, der Süden am schwächsten beleuchtet ist, zum Ausgleiche der Lichtstärke bei.

Über den Einfluss des Ganges der Lichtstärke auf die Vegetationsprocesse ist, strenge genommen, noch sehr wenig bekannt. Nur das eine ist sowohl rücksichtlich der Chlorophyllbildung, als des positiven Heliotropismus erwiesen, dass bei dem Einhalten eines bestimmten Wechsels von Hell und Dunkel intermittierende Beleuchtung denselben Effect hervorbringt als constante Lichtstärke,[1] mithin bei continuierlicher Beleuchtung rücksichtlich der genannten Processe ein unverwerteter Lichtüberschuss vorhanden ist. Sollte der Wechsel der Beleuchtung als förderlicher Reiz auf die Pflanze einwirken, so wäre die hocharktische Pflanze gegenüber den Gewächsen anderer Vegetationsgebiete im Nachtheile. Doch ist die continuierliche Beleuchtung für die hochnordische Pflanze wieder eine fortwährende Wärmequelle. Anderseits ist die in continuierlicher Beleuchtung sich befindende hochnordische Pflanze wieder insofern im Nachtheile gegenüber jenen Gewächsen, welche zeitweise — durch den Eintritt der Nacht — verdunkelt sind, als das Längenwachsthum mancher Organe (z. B. die positiv heliotropischen Stengel) vermindert oder gehemmt ist, und vielleicht auch noch andere Vegetationsprocesse, welche sich am vollständigsten bei Ausschluss von Licht vollziehen, beeinträchtigt werden.

6. Im arktischen Vegetationsgebiete ist für Tage gleicher mittäglicher Sonnenhöhe die Tageslichtsumme größer als in mittleren Breiten. Anfangs August wurde in der Adventbai die Tageslichtsumme nahezu 2·5 größer als bei gleicher Sonnenhöhe in Wien (anfangs November oder Februar) gefunden. Vergleichende Beobachtungen lassen annehmen, dass zur Zeit

---

[1] Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen, II. Theil, S. 23 ff. Denkschriften der kaiserl. Akad. der Wissensch., Bd. 39 (1880). Mikosch und Stöhr, Unters. über den Einfluss des Lichtes auf die Chlorophyllbildung bei intermittierender Beleuchtung. Diese Sitzungsberichte, Bd. 82, I, Juli 1880, S. 269 ff.

der größten Sonnenhöhe in der Adventbai (am 21. Juni: 35° 15′) die Tageslichtsumme größer ist als bei gleicher Sonnenhöhe in Wien (anfangs October oder März). Da mit steigender Seehöhe für Orte gleicher geographischer Breite die Lichtintensität und somit für gleiche Lichtdauer die tägliche Lichtsumme zunimmt, so scheint sich eine gewisse Annäherung des arktischen Lichtklimas an das der alpinen Region zu ergeben, was zur Erklärung des Vorkommens gleicher Species in beiden Gebieten dienlich sein könnte. Auf diesen Gegenstand komme ich weiter unten bei dem Vergleiche des Lichtgenusses der hocharktischen und hochalpinen Pflanzen zurück. Ich bemerke indes gleich hier, dass diese Annäherung nicht nur nicht besteht, vielmehr ein großer Unterschied im Lichtklima des hocharktischen und des hochalpinen Klimas (mittlerer Breiten) sich ergibt.

7. Wie ich schon bei früherer Gelegenheit hervorhob, ist es in pflanzenphysiologischer Beziehung von Wichtigkeit, nicht nur die Intensität des gesammten Tageslichtes, d. i. die auf horizontaler Fläche vom gesammten Himmel auffallende Lichtmenge, sondern auch die Stärke des Ober- und Vorderlichtes[1] zu kennen, da viele Gewächse eine specifische Abhängigkeit vom Ober- oder Vorderlichte darbieten. Bei freier Exposition ist das Oberlicht mit dem gesammten Tageslichte identisch; sonst bildet ersteres nur einen Bruchtheil des letzteren. Eine krautige Pflanze, welche ihre Wurzelblätter horizontal ausbreitet, stellt sich in Abhängigkeit vom Oberlichte, desgleichen ein Baum, dessen Zweige sich sammt dem Laube horizontal auszubreiten trachten, während die Cypressen und überhaupt alle Pyramidenbäume sich mit fortschreitendem Höhenwuchse immer mehr und mehr vom Oberlichte emancipieren und immer mehr und mehr vom Vorderlichte abhängig werden.

Ich habe deshalb bei meinen photoklimatischen Beobachtungen nicht nur, wie es Regel ist, die Intensität des gesammten Tageslichtes, sondern auch das Verhältnis des Gesammtlichtes zum Vorderlichte bestimmt. Es geschah dies

---

[1] Lichtgenuss, S. 622 ff. Siehe hier auch über Unterlicht.

entweder in der Weise, dass ich das nach Süd, Ost, West und Nord orientierte Vorderlicht in Vergleich zum Gesammtlichte stellte oder indem ich das mittlere Vorderlicht mit der Intensität des Gesammtlichtes verglich.

Über das Verhältnis der Stärke des Vorderlichtes zur Stärke des (gesammten) Oberlichtes hat sich folgendes Hauptresultat ergeben. Mit steigender Sonnenhöhe nimmt die Intensität des Vorderlichtes im Vergleiche zur Stärke des Oberlichtes ab. In der Adventbai wurde das Verhältnis des (mittleren) Vorderlichtes zum (gesammten) Oberlichte wie 1 : 1·5 bis 1 : 2·2 gefunden, während in Wien schon im Monate Mai das Oberlicht mehr als viermal stärker werden kann als das mittlere Vorderlicht. Durchschnittlich wächst die Stärke des Oberlichtes im Vergleiche zum Vorderlichte mit der Abnahme der geographischen Breite. Die für den Lichtgenuss der Pflanzen sich ergebenden Consequenzen werden weiter unten gezogen werden.

8. Schließlich muss noch die geringe Intensität der directen (parallelen) Sonnenstrahlung im arktischen Gebiete in Betracht gezogen werden, welche, wenigstens im großen Ganzen, schon durch die geringe im arktischen und insbesondere durch die an der arktischen Vegetationsgrenze herrschende Mittagssonnenhöhe bedingt ist.

Es kommt dabei aber auch noch auf das Verhältnis der Stärke des directen (parallelen) Sonnenlichtes zur Stärke des diffusen Lichtes an.

Dieser Gegenstand erfordert eine eingehendere Betrachtung, weshalb derselbe weiter unten in einem besonderen Abschnitte (V.) abgehandelt werden wird.

II. Der Lichtgenuss der Pflanzen an der arktischen Vegetationsgrenze.

Ich habe hier nicht die aufs äußerste vorgeschobenen nordischen Posten der Pflanzenwelt im Auge, etwa die letzten Spuren von hochnordischen Flechten oder die farbige Schneealpenvegetation (rother, brauner, grüner und gelber Schnee), also die Pflanzenformen des arktischen Glacialgebietes, sondern die aus Algen, Flechten, Pilzen, Moosen und niedrigbleibenden

Phanerogamen bestehende Vegetation der aufs äußerste nach dem Pole hin vorgeschobenen völlig baum- und in gewöhnlichem Sinne auch strauchlosen Tundra.

Die nachfolgend mitgetheilten Beobachtungen wurden von mir auf der Tundra der Adventbai angestellt.

Die Verhältnisse des Lichtgenusses der dem polaren Gebiete angehörigen Gewächse traten an den arktischen Vegetationsgrenzen am schärfsten hervor, weshalb ich meine Darstellung mit den auf diesen Vegetationsbezirk bezugnehmenden Beobachtungen beginnen will.

Der Gegenstand lässt sich ziemlich summarisch behandeln, da beinahe alle Pflanzen dieses Vegetationsgebietes die gleichen einfachen Verhältnisse des Lichtgenusses aufweisen.

Die höchst einfache Flora Spitzbergens ist durch die Specialuntersuchungen von Th. Fries, Kjellman, Nathorst u. a. genau bekannt. Ich habe etwa die Hälfte der auf ganz Spitzbergen vorkommenden Phanerogamen zu beobachten Gelegenheit gehabt[1] und diese Pflanzen fast durchwegs noch im

---

[1] Die von mir in der Adventbai beobachteten Phanerogamen habe ich in gut präpariertem Zustande mitgebracht und ließ meine Bestimmungen nachträglich von fachkundiger Seite revidieren. Herr Prof. E. Hackel hatte die Güte, die mitgebrachten Gramineen, Herr Prof. Dr. G. v. Beck alle übrigen Phanerogamen durchzusehen. Auf diese Revision stützen sich die im Texte genannten Species, beziehungsweise Formen.

Hier folgt die Liste der von mir in der Adventbai beobachteten Phanerogamen:

Calamagrostis stricta Beauv., *Phippsia algida* R. Br., *Alopecurus alpinus* Sm., *Deschampsia brevifolia* R. Br. *vivipara, Festuca rubra* L. v. *arenaria* Orb. *forma arctica* Hack., *Festuca ovina* L. F. *brevifolia* R. Br., *Poa caesia* Sm., *P. arctica* R. Br., *Atropis angulata* Gris (= *Glyceria angulata* Th. Fries), *A. vilfoidea* Hack. (= *Catabrosa* v. Andrews. = *Glyceria* v. Th. Fries), *Hierochloa alpina* R. Br.

Luzula hyperborea Br., *Kobresia caricina* W., *Eriophorum Scheuchzeri* Hoppe, *E. angustifolium* Roth, *Juncus* sp.

Salix polaris Wahl., *Betula nana* L., *Oxyria digyna* Campd., *Sagina caespitosa* Lange, *S. nivalis* Th. Fries, *Stellaria humifusa* Rottb., *St. longipes* Goldie, *Cerastium arcticum* Lge., *C. alpinum* L. β *lanatum* Lindbl., *Alsina rubella* Wahl., *A. biflora* Wahl., *Arenaria ciliata* L., *Wahlenbergella affinis* Fr., *Silene acaulis* L., *Halianthus peploides* Fr., *Ranunculus altaicus* Laxm., *R. hyperboreus* Rottb., *R. pygmaeus* Wahl., *Papaver nudicaule* L., *Cochlearia fenestrata* R. Br., *Draba alpina* L., *D. corymbosa* R. Br., *D. Wahlen-*

Blütenzustande, zum Theile aber auch schon fruchtend angetroffen.[1]

Zu den auffallendsten Charaktereigenthümlichkeiten des Lichtgenusses der meisten dortigen Pflanzen gehört, dass sie und insbesondere ihre Laubblätter dem vollen Tageslichte sich ganz oder beinahe vollständig darbieten. Der Lichtgenuss erreicht bei den meisten Pflanzen dieses Vegetationsgebietes den höchsten Wert, nämlich die obere Grenze des möglichen Lichtgenusses, den Wert 1, oder nähert sich zumeist diesem Werte. Einzelne Abweichungen von der Regel werden weiter unten eingehend erörtert werden.

Eine Einschränkung des vollen Lichtgenusses ($L = 1$) der Pflanzen kann an den arktischen Grenzen der Vegetation nicht wie in anderen Vegetationsgebieten durch eine überhöhende Vegetation stattfinden, da eine solche so gut wie nicht vorhanden ist, indem die Bäume fehlen und selbst die strauchartige Vegetation (*Betula nana, Salix polaris* etc.) dem Boden anliegt, und zwar derart, dass weder eine Selbstbeschattung möglich ist, d. i. dass kein Blatt des Strauches ein anderes, kein Spross des Strauches einen anderen in merklicher Weise beschattet, noch andere Pflanzen durch diese niederliegenden Sträucher in Schatten gestellt werden.

Nur insoferne tritt eine Einschränkung des vollen Lichtgenusses der hocharktischen Pflanzen ein, als die Configuration des Standortes zur Ursache wird, dass ihnen ein Theil des Lichtes entzogen wird. Auf wenig ansteigendem Terrain hat die hiedurch bedingte Schwächung des Lichtes nicht viel zu

---

bergii Hartm. β *heterotricha* Lindbl., *Saxifraga cernua* L., *S. decipiens* Ehr. f. *caespitosa* L., *S. d. uniflora* R. Br., *S. flagellaris* W. *setigera* Engl., *S. groenlandica* L., *S. hieracifolia* W. K., *S. nivalis* L. f. *tenuis* Wahl., *S. oppositifolia* L., *S. rivularis* L., *S. r.* var. *purpurascens* Lge., *S. stellaris* L. var. *comosa* Poir., *Dryas octopetala* L. (mit blass schwefelgelben Blüten und auffallend kleinen Blättern), *Potentilla emarginata* Pursh., *P. pulchella* R. Br. var. *humilis* Lge., *Cassiope tetragona* Don., *Mertensia maritima* DC., *Polemonium humile* W. (= *P. pulchellum* Bge.), *Pedicularis hirsuta* L., *Erigeron uniflorum* L. *pulchellum* Fr.

[1] A. Jenčič, Einige Keimversuche mit Samen hochnordischer Pflanzen. Öster. bot. Zeitschrift, 1899, Nr. 10. Diese Versuche wurden mit den von mir mitgebrachten Samen angestellt.

bedeuten; nur an steilen Hängen, am Fuße steil aufsteigender Felsen, am meisten in tiefen Flusseinschnitten, in welche nur ein relativ kleiner Theil des Himmelslichtes einstrahlt, kann eine starke Einschränkung des Lichtgenusses der Pflanzen stattfinden.

Einer aufmerksamen Beobachtung kann es nicht entgehen, dass stärkere Einschränkung des Himmelslichtes auf die hochnordische Vegetation eine viel einschneidendere Wirkung hervorruft, als bei uns oder in noch wärmeren Gegenden, wo eine reich entwickelte Vegetation sich unter den verschiedensten Lichtverhältnissen behaupten wird, indem die einen einen helleren, die anderen einen minder hellen Standort wählen können, und zwar in den verschiedensten Abstufungen. Anders an der arktischen Vegetationsgrenze: im großen Ganzen fordert die Pflanze den unter den dortigen lichtklimatischen Verhältnissen größtmöglichsten Zufluss von Licht, sie erträgt nur eine geringe Einschränkung ihres Lichtgenusses.

Es prägt sich dies aber nicht nur in der Verödung von solchen Plätzen aus, welche nur auf einen kleinen Theil des Himmelslichtes angewiesen sind; für den Beobachter wird dieses Verhältnis noch klarer, wenn er zahlenmäßig den Lichtgenuss verfolgt.

Wie schon erwähnt, ist der größtmögliche Lichtgenuss der hocharktischen Pflanzen zumeist $= 1$. Nun gibt es ja bei uns eine ungemein große Zahl von Pflanzen, welche bei $L = 1$ gedeihen, z. B. die Mehrzahl der Bäume. Aber an jedem Baume, überhaupt an jedem Holzgewächse, sieht man, wie tief der Lichtgenuss eines und desselben Individuums sinken kann. Die obere Grenze des Lichtgenusses liegt also bei diesen Gewächsen sehr hoch, entspricht oft dem Maximum, aber die Minima (untere Grenze des Lichtgenusses) können sehr tief sinken. Und gerade diese Minima sind ja, wie ich[1] dargethan habe, für die Baumarten und wohl auch für jede Pflanze charakteristisch.

Das Minimum des Lichtgenusses der Holzgewächse liegt bei sehr lichtbedürftigen Bäumen sehr hoch — im extremsten

[1] Lichtgenuss, S. 657.

bisher beobachteten Falle *(Larix)* bei $^1/_5$ —, bei wenig lichtbedürftigen Holzgewächsen kann aber dieses Minimum, die untere Grenze des Lichtgenusses, bis auf $^1/_{100}$ sinken. Es sind dies Gewächse, welche infolge der Stärke ihrer Belaubung tiefen Schatten geben. An der arktischen Vegetationsgrenze sind aber nur Holzgewächse möglich, welche armlaubig sind oder deren Laub infolge Kleinblättrigkeit keine merkliche Einschränkung des Lichtgenusses der Sprosse desselben Individuums (Stockes) zulässt, kurzum Gewächse, welche das gesammte Licht des Standortes benöthigen, also ihre Blätter ohne jede Beschattung dem vollen Tageslichte darbieten.

Die niedere Temperatur während der Vegetationszeit macht die fortwährende uneingeschränkte Beleuchtung der Gewächse erforderlich. Diese zur Vegetationszeit herrschende Temperatur und infolge dessen der relativ hohe Lichtgenuss (= 1), nicht aber die Winterkälte, an welche sich ja die nordischen Bäume, wie bekannt, in einer sehr vollkommenen Weise anpassen können,[1] macht die Existenz von typischen Sträuchen und Bäumen an der arktischen Vegetationsgrenze zur Unmöglichkeit. Würde eine solche aber auftreten, so würde die krautige Vegetation im Bereiche solcher Holzgewächse aussterben, weil das Schattenlicht der Holzgewächse zum Fortkommen einer solchen Vegetation nicht ausreichen würde; denn auch diese ist im arktischen Gebiete auf den stärksten möglichen Lichtgenuss angewiesen.

Der Strauch- und Baumvegetation ist also bei ihrer Wanderung in der Richtung nach dem Pole, wie ich meine, weniger durch die Winterkälte, als durch ihr gegen die arktische Vegetationsgrenze hin steigendes Lichtbedürfnis, welches aber wieder in der gegen den Pol hin abnehmenden Lichtstärke seine Schranken findet, eine Grenze gesetzt.

Es gibt bei uns zahlreiche, sich selbst nicht oder nur wenig beschattende krautige Gewächse, welche wohl auch im

---

[1] Ich erinnere an das die hochnordischen Bäume gar nicht gefährdende Gefrieren der lebenden Sprosse oder an *Nostoc,* dessen Zellen im Winter gefrieren, die enorme Winterkälte von Spitzbergen ertragen, zur Vegetationszeit aber wieder zum Leben erwachen.

vollen Lichte gedeihen ($L = 1$), aber trotzdem ein mehr oder weniger tief liegendes Minimum des Lichtgenusses (untere Grenze des Lichtgenusses) aufweisen. Um ein charakteristisches Beispiel anzuführen, nenne ich *Taraxacum officinale*, deren Lichtgenuss (im Hochsommer in Wien) zwischen 1 und $^1/_{12}$ liegt;[1] d. h. die Pflanze kommt zur vollkommenen Entwickelung im vollen Tageslichte, aber dies geschieht auch noch, wenn sie nur den zwölften Theil des gesammten Tageslichtes empfängt. Anders im hohen Norden. Ich habe *Taraxacum officinale* im nördlichen Norwegen (Trollfjord 70° 20′ N. B.) nur an frei exponierten Stellen in Blüte gesehen. Der Lichtgenuss dieser Pflanze sinkt dort nicht oder nur sehr wenig unter 1.

Eine gewisse Annäherung an die nordischen Verhältnisse bietet manche bei uns bloß im Frühlinge auftretende und nur an sonnigen Standorten gedeihende Pflanze dar, z. B. *Pulsatilla vulgaris*. Auch der Lichtgenuss jener Pflanzen, welche bei uns fast das ganze Jahr hindurch blühen, lässt gleichfalls zeitweise eine Annäherung an den Lichtgenuss der arktischen Pflanzen erkennen, z. B. *Bellis perennis*, deren Lichtgenuss im Hochsommer bis auf $^1/_{5\cdot4}$ sinkt, aber im ersten Frühlinge nur bei fast freier Exposition gedeiht und einen zwischen 1 und $^1/_2$ liegenden Lichtgenuss aufweist.

Vergleicht man die an den arktischen Vegetationsgrenzen vorkommenden Pflanzen mit den Gewächsen südlicher gelegener Steppen oder der subtropischen Wüsten, so scheint zwischen denselben kein Unterschied im Lichtgenusse zu bestehen, sofern der Lichtgenuss aller dieser Pflanzen nur wenigen Schwankungen ausgesetzt und in der Nähe des möglichen Maximums gelegen ist.

Wenn nun auch der factische Lichtgenuss der Tundra-, der Steppen- und Wüstenpflanze annähernd insoferne der gleiche ist, als auf all' die genannten Pflanzen das Tageslicht uneingeschränkt einwirkt, so kann es doch keinem Zweifel unterliegen, dass die Auswertung des dargebotenen Lichtes in den genannten Fällen eine ungleiche ist, was am meisten

---

[1] Lichtgenuss, S. 636.

hervortritt, wenn man die extremsten Fälle, die Pflanzen der Tundra mit denen der heißen Wüsten vergleicht. Denn während die Wüstenpflanzen einen Lichtüberschuss empfangen, welcher mehr hemmend als fördernd in ihre Assimilations- und Wachsthumsverhältnisse eingreift,[1] empfangen die an der arktischen Vegetationsgrenze auftretenden Pflanzen in der Regel nur ebenso viel Licht, als sie zum Leben benöthigen. Ein Lichtüberschuss ist hier nur ein Ausnahmsfall, auf den ich später noch zurückkommen werde.

Wenn eine auf der Tundra gedeihende Pflanze in der Regel mehr Licht benöthigt, als in einem wärmeren Verbreitungsgebiete, so kann dies nicht als Lichtüberschuss aufgefasst werden, weil das Plus an Licht der ersteren nur als nothwendige Wärmequelle dient; denn schon meine früheren Untersuchungen haben gelehrt, dass eine und dieselbe Pflanzenart desto mehr Licht zur Existenz benöthigt, je kälter die Medien sind, in welchen sie ihre Organe ausbreitet.[2]

III. Chlorophyllschutz.

Dass die hocharktische Pflanze — wenn von einzelnen später zu erörternden, aber doch wohlverständlichen Ausnahmen abgesehen wird — keinen Lichtüberschuss empfängt, findet weitere Begründung in der Thatsache, dass ihre grünen Vegetationsorgane so gut wie keinen Chlorophyllschutz aufzuweisen haben.

Schon vor Jahren habe ich auf die mannigfaltigen Einrichtungen hingewiesen, welche dem Schutze des Chlorophylls, insbesondere während dessen Entstehung dienen.[3] Diese Untersuchung erstreckte sich zunächst auf die in der gemäßigten Zone zutage tretenden Schutzeinrichtungen und hat zu mehreren einschlägigen, von anderen Forschern (A. Weiß, A. v. Kerner,

---

[1] Lichtgenuss, S. 635; ferner Arktisches photochemisches Klima, S. 34.

[2] Lichtgenuss, S. 709. Siehe namentlich die Menge der Calorien, welche *Poa annua* in Wien (anfangs März und Mitte April) und Cairo (anfangs März) zum Gedeihen benöthigt, l. c. S. 706 und über den Lichtbedarf von *Corydalis cava* in verschiedenen Seehöhen, l. c. S. 702.

[3] Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze. Festschrift der k. k. zool.-bot. Gesellschaft in Wien, 1876.

Johow u. a.) herrührenden Beobachtungen Veranlassung gegeben. Später habe ich die Schutzmittel der Pflanze zur Erhaltung des Chlorophylls gegen starke Lichtwirkung an Pflanzen des heißfeuchten Tropengebietes[1] und der subtropischen Wüsten verfolgt.[2]

Diese Schutzeinrichtungen sind sehr verschiedener Art, und namentlich in der Tropenvegetation treten höchst merkwürdige, in einzelnen Fällen auf den ersten Blick fast paradox erscheinende derartige Einrichtungen auf.

Mit Erfahrungen in dieser Richtung, wie ich wohl sagen darf, wohl ausgerüstet, habe ich in der Adventbai die dort vorkommenden Pflanzen auf etwaigen Chlorophyllschutz genau betrachtet; allein ich bin zu dem Resultate gelangt, dass klar ausgesprochene Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls gegen zu starke Lichtwirkung an den hocharktischen Pflanzen nicht anzutreffen sind.

Die jungen Blätter treten in der Regel ans Licht, ohne durch ältere bereits ergrünte sichtlich geschützt zu werden. Lichtdämpfend wirkende Hüllen (Haarüberzüge u. dgl.) fehlen gleichfalls den jungen Organen gewöhnlich. Verticale Lage junger ergrünender Organe, welche in niederen Breiten bei hohem Sonnenstande die Wirkung des intensiven Lichtes abwehren, indem Strahlen hoher Intensität nur unter kleinen Winkeln auf die Organe auffallen, wäre in so hohen Breiten nutzlos, und es müsste, damit ein Blatt dort gegen die Einstrahlung des intensivsten Lichtes möglichst geschützt sei, etwa 30° gegen den Horizont geneigt sein. Solche Stellungen junger im Ergrünen begriffener Blätter habe ich aber nicht beobachtet. Durch Lichtreiz erfolgende, dem Chlorophyllschutze dienende paratonische Variationsbewegungen von (ausgewachsenen) Blättern, welche zuerst an *Robinia Pseudoacacia* und später an zahlreichen anderen Leguminosen beobachtet wurden, fehlen aber vollständig. Denn es kommt dort keine einzige Pflanze vor, welche sich durch Variationsbewegungen — seien

---

[1] Pflanzenphysiol. Mittheilungen aus Buitenzorg, I. Diese Sitzungsberichte, Bd. 103 (1894).

[2] Lichtgenuss, S. 634.

es spontane, seien es paratonische — bemerklich machen würde. Keine einzige Papilionacee, die doch weit in den Norden vorrücken und z. B. in Tromsö bereits einige (nach Norman sieben) Vertreter haben, kommt an der arktischen Vegetationsgrenze vor; es gehören aber gerade zu dieser Familie fast durchaus Pflanzen, deren Blätter durch Variationsbewegungen ihr Chlorophyll gegen zu starkes Licht schützen.

Was nach meinen in der Adventbai gemachten Aufzeichnungen möglicherweise als Schutz des Chlorophylls gegen Lichtwirkung gedeutet werden könnte, beschränkt sich auf folgende spärliche Daten.

Einige in der Adventbai vorkommende Potentillen (*Potentilla emarginata* und *P. pulchella* var. *humilis*) besitzen im Jugendzustande gefaltete, anfangs relativ stark, später nur spärlich behaarte Blätter. Letztere Species zeigt dies deutlicher als erstere. Hier mag möglicherweise Lichtschutz wirksam sein; wenn aber, so doch nur in beschränktem Maße. Stärkere, besonders an jüngeren Blättern reichlichere Behaarung wurde an zwei Cerastien beobachtet, nämlich an *Cerastium arcticum* und *C. alpinum* β *lanatum*. Bei letzterem, welches in allen Entwickelungsstadien des Blattes stärker als ersteres behaart ist, liegt wohl Chlorophyllschutz vor, vielleicht auch bei *Cerastium arcticum*. Die Blätter von *Papaver nudicaule* kommen gefaltet und etwas behaart aus der Knospe hervor. Die verticale Aufrichtung des jungen Blattes hat, wie wir gesehen haben, in hohen Breiten als Einrichtung zum Chlorophyllschutze keine Bedeutung, und die Haarbekleidung der jungen Blätter scheint mir für den Lichtschutz des Chlorophylls nichts oder nur wenig zu leisten. — Die Blätter der *Oxyria digyna* treten schon im ergrünten Zustande aus der Ochrea hervor, welche letztere vielleicht als Lichtdämpfer bei der Entstehung des Chlorophylls wirksam ist. — Es ist bekanntlich auf das Anthokyan als Schutzmittel des Chlorophylls gegen starke Lichtwirkung von A. v. Kerner[1] hingewiesen und von ihm gezeigt worden, dass dieses Schutzmittel besonders bei Pflanzen der alpinen

[1] Pflanzenleben, I (1887), S. 364. Siehe hier insbesondere die auf *Satureja hortensis* bezugnehmenden Beobachtungen.

Region vorkommt. Der genannte Forscher hat auch einige Versuche angestellt, welche lehren, dass manche Pflanze, welche im Thale kein Anthokyan bildet, dasselbe reichlich erzeugt, wenn sie dem starken Sonnenlichte auf alpinem Standorte ausgesetzt ist, und erblickt gerade in diesem Verhalten die genannte Schutzeinrichtung. Wenn es nun auch nicht experimentell erwiesen ist, dass das Anthokyan jene Lichtstrahlen auslöscht oder schwächt, welche das Chlorophyll zerstören, so ist es nach den augenscheinlichen Beobachtungen sehr wahrscheinlich, dass ein derartiger Chlorophyllschutz besteht. Dies vorausgesetzt, wäre bei einigen Pflanzen der Adventbai eine solche Einrichtung anzunehmen, insbesondere bei *Cassiope tetragona*, deren Blätter, namentlich an den Lichtseiten, stark durch Anthokyan geröthet werden. Aus meinen Aufzeichnungen über *Saxifraga Hirculus* L.[1] ersehe ich, dass auch die Blätter dieser Pflanze Anthokyan bilden. Die Anthokyanbildung tritt aber hier erst auf, nachdem das Chlorophyll gebildet ist, so dass hier von einem Chlorophyllschutz kaum die Rede sein kann.

Aus diesen trotz aufmerksamer Beobachtung doch sehr dürftigen Ergebnissen ist wohl zu ersehen, dass fast keinerlei Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls gegen Lichtwirkung an den arktischen Vegetationsgrenzen vorkommen und solche Schutzmittel bloß vereinzelt auftreten.

Im Einklange damit kann man an vielen Pflanzen die Beobachtung machen, dass das Chlorophyll bei voller Exposition im Lichte sich, anscheinend ungestört, bildet. Ich führe in dieser Beziehung namentlich *Mertensia maritima* als Beispiel an. Die jungen Blättchen kommen unergrünt ans Tageslicht und ergrünen ohne Schutz normal. Ich will nicht unerwähnt lassen, dass die jugendlichen, noch unergrünten Blätter stark aufgerichtet sind, also mit Rücksicht auf die niederen Mittagssonnenstände der Adventbai einer relativ starken Beleuchtung ausgesetzt sind, jedenfalls stärker bestrahlt sind als die völlig ergrünten, häufig fast horizontal liegenden Blätter.

---

[1] Aus Versehen befand sich diese Pflanze nicht unter jenen, welche ich Herrn Prof. v. Beck zur Revision übergab.

Da zur Chlorophyllbildung sehr geringe Lichtintensitäten ausreichen,[1] welche im hocharktischen Gebiete zweifellos tief unter dem täglichen, zur Vegetationszeit herrschenden Lichtminimum gelegen sind und die Lichtintensität nicht so steigt, um eine Zerstörung des Chlorophylls wahrscheinlich zu machen, so scheinen dort die Vorbedingungen zu reichlicher Chlorophyllbildung gegeben zu sein. Es fällt angesichts dieser Erwägung auf, dass die ganze Tundra ein fahlgrünes Aussehen darbietet, an keiner Stelle ein freudig grünes Plätzchen aufweist und überhaupt keine dort vorkommende Pflanze durch tiefes Grün ausgezeichnet ist. So erschien mir die Tundra, soweit ich selbe auf Spitzbergen und im nördlichen Norwegen zu sehen Gelegenheit hatte.

Diese Thatsache möchte aus Mangel an in diese Frage eindringenden Versuchen derzeit schwer zu erklären sein. Wird die erzeugte Chlorophyllmenge durch die continuierliche Beleuchtung in engen Schranken gehalten, indem entweder nur bis zu einer bestimmten Lichtstärke Chlorophyll gebildet oder von einer bestimmten Lichtintensität an ein Theil des gebildeten Chlorophylls zerstört wird? Oder sind, und hiefür sprechen doch mancherlei Erfahrungen, die sonstigen Bedingungen zur reichlichen Erzeugung von Chlorophyll dort ungünstige? Da es nicht möglich ist, derzeit die wahren Gründe der Erscheinung einzusehen, so müssen wir uns einstweilen an der Thatsache genug sein lassen, dass die an der arktischen Vegetation Antheil nehmenden Pflanzen chlorophyllarm sind. Nur folgende Bemerkung sei hier gestattet:

Trotz günstiger Beleuchtungsverhältnisse ist die hocharktische Pflanze chlorophyllarm, wie ihre Blätter trotz continuierlicher Beleuchtung klein sind.[2] Diese auffallende Klein-

---

[1] Wiesner, Die Entstehung des Chlorophylls, Wien, 1877, S. 61 ff.

[2] Es wird häufig angegeben, dass im arktischen Gebiete sich relativ große Laubblätter ausbilden. Rücksichtlich der arktischen Vegetationsgrenze ist dies durchaus unrichtig. Ähnliche Beobachtungen wie an *Dryas octopetala* habe ich noch an anderen Pflanzen gemacht, z. B. an *Silene acaulis*, deren Blätter in Adventbai kleiner sind als an der gewöhnlichen alpinen Form. Aber im hochalpinen Gebiete tritt auch bei der letztgenannten Pflanze eine Verringerung der Blattgröße ein, wie Bonnier (in der weiter unten citierten

heit der Blätter (z. B. von *Dryas octopetala*, welche nur etwa halb so große Blätter besitzt als ihre alpine Schwester) kann wohl nicht auf Lichtmangel zurückgeführt werden, denn sonst müssten ja die Stengel überverlängert erscheinen, was durchaus nicht der Fall ist. Es scheint wohl, dass ein Zusammenwirken ungünstiger Vegetationsbedingungen der Grund ist, weshalb die hocharktische Pflanze relativ chlorophyllarm, relativ kleinblätterig und überhaupt reduciert erscheint.

Der Mangel an Chlorophyllschutz der hocharktischen und der reiche Chlorophyllschutz der Steppen- und Wüstenpflanzen deuten darauf hin, dass die ersteren an der Grenze ihres Lichtgenusses angelangt, die letzteren aber einem Lichtüberschusse ausgesetzt sind.

IV. Fixe Lichtlage der Blätter bei den an den arktischen Vegetationsgrenzen auftretenden Pflanzen.

Die Blätter der meisten Pflanzen nehmen vor oder bei Beendigung ihres Wachsthums eine bestimmte Lage an, welche eine Beziehung zum Lichteinfalle hat. Ich habe diese während des weiteren Lebens des Blattes nicht mehr zu ändernde Richtung der Blätter als »fixe Lichtlage« bezeichnet[1] und habe dann weiter nachgewiesen,[2] dass viele Blätter, welche eine fixe Lichtlage annehmen, sich so orientieren, dass ihre Oberseite sich senkrecht auf das stärkste diffuse Licht des ihnen zugewiesenen Lichtareales stellt.

Bei weiterem Verfolg dieser Beziehung des Blattes zum Lichte bin ich zu dem Resultate gelangt, dass alle auf das

---

Abhandlung) nachgewiesen hat. Weiter südlich, z. B. in Tromsö, zeigen manche Culturpflanzen eine auffällige Verringerung der Blattgröße (z. B. *Aesculus hippocastanum*), andere eine auffällige Steigerung der Battgröße (z. B. *Symphoricarpus racemosa*). Auch wildwachsende Pflanzen mit relativ großen Blättern habe ich hier gesehen, z. B. *Alchemilla vulgaris*: die Spreite hatte eine Breite von nahezu 12 *cm* und eine Länge von beiläufig 10 *cm*. Im südlichen Skandinavien ist mir letztere Erscheinung oftmals aufgefallen. Ich sah beispielsweise dort riesige Blätter an Ulmen, an *Viburnum lantana*, *V. opulus* und an anderen Gewächsen.

[1] Die heliotropischen Erscheinungen. Denkschriften der kaiserl. Akad. der Wissensch., mathem.-naturw. Cl., Bd. 43 (1880), S. 39 ff.

[2] L. c. S. 41.

Licht angewiesenen Blätter in ihrer Stellung entweder vom Lichte abhängen oder nicht; die ersteren nannte ich photometrische, die letzteren aphotometrische Blätter. Sowohl der photometrische, als der aphotometrische Charakter des Blattes ist nicht nur physiologisch, sondern auch anatomisch ausgeprägt.[1]

Der photometrische Charakter kann auch an Blättern zur Ausbildung gelangen, welche keine fixe Lichtlage annehmen und die dann auch im ausgewachsenen Zustande durch das Licht befähigt werden, ihre Lage zum auffallenden Lichte zu ändern. Da solche Blätter über die Periode des Wachsthums hinaus noch die Fähigkeit haben, sich durch Lageänderungen in den Besitz des für sie günstigsten Lichtes zu setzen, so sind sie im Vortheil gegenüber jenen Gewächsen, welche photometrisch sind, aber eine fixe Lichtlage annehmen, also nur so lange eine zweckmäßige Lage zum Lichte suchen können, als sie wachsen.

Man muss mithin unterscheiden zwischen photometrischen Blättern mit fixer Lichtlage und photometrischen Blättern, welche keine fixe Lichtlage annehmen. An den arktischen Vegetationsgrenzen fehlen Pflanzen mit photometrischen, auch im ausgewachsenen Zustande zu Lageänderungen gegenüber dem Lichte befähigten Blättern vollständig, und im ganzen polaren Gebiete kommen sie nur selten und in physiologisch nicht stark ausgeprägten Formen zur Ausbildung, sie nehmen mit Annäherung an den Äquator zu und sind überhaupt als Pflanzen zu betrachten, welche an hohe und stark wechselnde Lichtstärke angepasst sind.

Es wurde schon oben bei Erörterung des Chlorophyllschutzes auf die Thatsache aufmerksam gemacht, dass an den arktischen Vegetationsgrenzen keine einzige Papilionacee, überhaupt keine Pflanze vorkommt, welche infolge Lichtwirkung paratonische Variationsbewegungen auszuführen befähigt wäre. Es fehlt also der hocharktischen Pflanze dieser wichtige Behelf,

---

[1] Wiesner, Über die Formen der Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke. Biologisches Centralblatt, Bd. XIX (1899), S. 3 ff.

welcher von ihr weder zum Schutze des Chlorophylls verwendet werden, noch dazu dienen könnte, für andere Lebenszwecke jeweils eine möglichst passende Lage zum Lichte anzunehmen. Die hocharktische Pflanze kann aber diesen Behelf entbehren, indem sie infolge der geringen Intensität der Tages-, ja sogar der Mittagsbeleuchtung weder einen Chlorophyllschutz benöthigt, noch sich sonst vor zu starker Wirkung des Sonnenlichtes zu schützen braucht.

Pflanzen mit photometrischen, die fixe Lichtlage nicht annehmenden Blättern sind in der Regel auf ein sehr hohes Minimum (untere Grenze des Lichtgenusses) gestimmt, so dass jedes Blatt, auch im ausgewachsenen Zustande, seine Lage zum Lichte regeln muss, namentlich um erforderlichen Falles starkes Licht abzuwehren.[1]

Pflanzen mit photometrischen, die fixe Lichtlage annehmenden Blättern finden sich in allen Vegetationsgebieten. Sie finden sich mit den verschiedensten Lichtstärken ab, sei es, dass sie an schattigen Standorten vorkommen, sei es, dass sie, wie dies bei den meisten Laubbäumen der Fall ist, die Hauptmasse ihres Laubes durch Selbstbeschattung dem intensiven Lichte entziehen oder, wie dies insbesondere in den Tropen häufig vorkommt, den direct von der Sonne bestrahlten Blättern eine fixe Lichtlage anzunehmen gestatten, durch welche diese Blätter der Wirkung des stärksten Sonnenlichtes entzogen sind.[2]

Um darlegen zu können, in welcher Weise das Blatt der hocharktischen Pflanze den eigenthümlichen Lichtstärken, welche auf dasselbe einwirken, angepasst ist, muss ich auf manche einschlägigen früher von mir gemachten Erfahrungen zurückgreifen.

---

[1] Lichtgenuss, S. 657. Minimum des Lichtgenusses bei *Fagus silvatica* $^1/_{60}$, bei *Acer platanoides* $^1/_{55}$ etc. Man vergleiche dazu S. 668. Minimum des Lichtgenusses bei *Pithecolobium Saman* $^1/_{4 \cdot 2}$, bei *Albizzia moluccana* $^1/_{2 \cdot 81}$ etc.

[2] Wiesner, Pflanzenphysiologische Mittheilungen aus Buitenzorg, I. Beobachtungen über die Lichtlage der Blätter tropischer Gewächse. Diese Sitzungsberichte, Bd. 103 (1894).

Ich muss hier auf jene feine Reaction des photometrischen Blattes erinnern, welcher ich schon früher Erwähnung that, jener so zahlreichen Blätter, welche sich genau senkrecht zum stärksten diffusen Lichte orientieren. Als ich derartige Blätter nachwies, konnte ich auch zeigen, dass fixe Lichtlagen der Blätter existieren, welche eine so feine Reaction gegen das Licht nicht zu erkennen geben (*Populus alba*, *Sorbus Aria*, *Lycium barbarum* etc.[1]).

Lange in dieser Richtung fortgesetzte Studien haben mich dahingeführt, diese beiden Kategorien von photometrischen Blättern genauer zu präcisieren und zu benennen. Die Blätter der ersten Kategorie nenne ich euphotometrische, die der zweiten Kategorie panphotometrische Blätter.[2]

Die euphotometrischen Blätter, welche also im ausgewachsenen Zustande senkrecht auf das stärkste ihnen dargebotene diffuse Licht gestellt sind, weisen den höchsten Grad der Lichtökonomie auf; sie gehören entweder solchen Pflanzen an, welche nur im Schatten gedeihen, oder sie bilden jenen Theil der Laubmasse von sich selbst beschattenden Gewächsen (insbesondere Holzgewächsen), welche ganz oder vorwiegend im Schattenlichte leben. Das euphotometrische Blatt ist ganz auf das diffuse Licht angewiesen. Wenn es ganz vorübergehend von directem Sonnenlichte getroffen wird, so hat dies auf seine Stellung zum Lichteinfalle gar keinen Einfluss.

Das panphotometrische Blatt hingegen ist nicht auf das diffuse Licht allein eingerichtet, sondern auf das gemischte, also auf das aus Sonnen- und diffusem Lichte bestehende Tageslicht überhaupt.

In sehr lichtstarken Vegetationsgebieten — insbesondere in den Tropen — trachtet es das starke directe Sonnenlicht mittels der gewonnenen Lage zum Horizont abzuwehren, indem es sich durch Annäherung an die verticale Richtung so stellt, dass die Strahlen hoher Intensität nur unter kleinen Winkeln auf die Blattfläche fallen.[3] In mittlerer Breite stellt sich das pan-

[1] Die heliotropischen Erscheinungen, II (1880), S. 45 bis 46.

[2] Formen der Anpassung etc., S. 372.

[3] Beobachtungen über die fixe Lichtlage tropischer Gewächse (siehe oben S. 391, Anmerkung Nr. 2).

photometrische Blatt so, dass es viel diffuses Licht empfängt, aber durch seine Form (concav oder V-förmig nach oben gebogen) einen Theil des Sonnenlichtes abwehrt oder bei flacher Ausbreitung weder eine maximale Einwirkung des diffusen, noch des Sonnenlichtes zulässt.[1]

Es gibt Pflanzen, welche nur euphotometrische Blätter besitzen (die ausgesprochensten Schattenpflanzen), und andere, welche nur panphotometrische Blätter hervorbringen (z. B. *Populus tremula*, viele unserer Obstbäume, z. B. der Birnbaum). Aber es ist aus dem Vorhergegangenen auch verständlich, dass Pflanzen existieren, welche zum Theile panphotometrisches, zum Theile euphotometrisches Laub erzeugen. Dieser letztere bei Laubbäumen häufig vorkommende Fall lehrt, dass sich das Blatt ein und derselben Pflanze, je nach den Beleuchtungsverhältnissen, unter welchen es sich entwickelt, zum panphotometrischen oder euphotometrischen Blatte ausbilden kann. Von einem Übergange des euphotometrischen zum panphotometrischen Blatte kann wohl die Rede sein, es ist aber wohl zu beachten, dass das erstere einen genau definierten Grenzfall repräsentiert. Aber das panphotometrische Blatt wird, den verschiedenen Abstufungen der Beleuchtung ausgesetzt, in verschiedenem Grade ausgebildet sein, es wird in verschiedenem Grade Sonnenlicht abzuwehren, gemischtes oder diffuses aufzunehmen trachten.

Die verschiedene Ausbildungsweise des panphotometrischen Blattes geht so weit, dass es in das aphotometrische übergeht, welches selbst wieder einen Grenzfall repräsentiert, so dass das panphotometrische Blatt den Übergang vom euphotometrischen zum aphotometrischen bildet.

Das Blatt der hochnordischen Pflanze ist in der Regel panphotometrisch, im Übergange zur aphotometrischen Ausbildung. Ein Abwehren stärksten Sonnenlichtes kommt bei diesen Gewächsen nicht vor, aber auch die größte Ausnützung des diffusen Tageslichtes lässt sich bei ihnen nicht oder doch nur in Fällen, die wohl als Ausnahmsfälle zu betrachten sind, constatieren. Denn da das stärkste

---

[1] Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke, S. 377.

diffuse Licht vom Zenith einfällt, so müssten die Blätter bei freier Exposition genau horizontal gestellt sein. In unseren Gegenden breiten sich die grundständigen Blätter bei freier Exposition in der Regel horizontal aus; ein Gleiches ist auch in der alpinen Region der Fall. Nun kommen in der Adventbai zahlreiche mit grundständigen Blättern versehene Pflanzen vor. Vergleicht man unter diesen aber jene Species, welche auch der alpinen Region angehören, so treten uns sofort die Unterschiede in der fixen Lichtlage der Blätter entgegen. *Dryas octopetala* breitet bei freier Exposition in den Alpen die Blätter horizontal aus. Anders in der Adventbai, wo *Dryas octopetala* reichlich vorkommt und zur Zeit meines dortigen Aufenthaltes in Blüte stand; hier sah ich, dass die grundständigen Blätter eine sehr unbestimmte Lage zum Horizonte annahmen, allerdings fast stets schwach geneigt gegen den Horizont waren, so dass sich eine gewisse Tendenz zur horizontalen Lage nicht verkennen ließ.

Stumpf in ihrer Reaction gegen das Licht, ist im allgemeinen die Lage der Blätter zum Lichte (fixe Lichtlage) im hocharktischen Vegetationsgebiete keine fest orientierte. Nachtheile erwachsen der Pflanze aus diesem Lageverhältnis nicht, denn, wie wir oben (S. 378) gesehen haben, so ist der Unterschied in der Lichtintensität des bedeckten Himmels je nach der Lage zum Zenith ein verhältnismäßig geringer, so gering, wie in keinem anderen Vegetationsgebiete. Und so steht dieser geringe Grad der Reaction des nordischen Blattes gegen die richtende Kraft des Lichtes im Einklange mit dem geringen Unterschiede der Beleuchtung der verschiedenen Theile des Himmelsgewölbes. Da aber die Blätter eine geringe Neigung zum Horizont aufweisen, so werden sie vom Himmelslichte viel empfangen, wenn auch nicht das Maximum des diffusen Tageslichtes. Man wird diese Blätter wohl noch panphotometrisch nennen dürfen, wenn sie auch keine Beziehung zum directen Sonnenlichte zu erkennen geben, was bei dem panphotometrischen Blatte von Pflanzen wärmerer Gebiete deutlich hervortritt. Es ist eben das Blatt der hochnordischen Pflanze,

wie ich mich oben ausdrückte, stumpf in seiner Reaction zum Lichte; es repräsentiert einen der Übergänge des photometrischen Blattes zum aphotometrischen. Dass das sich angenähert horizontal ausbreitende Blatt keiner starken Insolation ausgesetzt ist, ergibt sich, wenn man die niederen Mittagssonnenstände des hocharktischen Gebietes erwägt. Man könnte also auch bei diesen Blättern von einer Abwehr starken Sonnenlichtes sprechen. Freilich könnte wieder entgegengehalten werden, dass die doch fast an jedem Blatte mehr oder minder deutlich wahrnehmbare Abweichung von der horizontalen Lage dem Blatte Sonnenlicht zuführt. Ich werde aber weiter unten zeigen, dass diese im ganzen doch nur schwachen Elevationen der Blätter die Stärke des auffallenden Lichtes kaum mehr fördern als die horizontale Lage: sie gewinnen durch die directe Bestrahlung kaum so viel, als sie bei geneigter Lage an diffusem Himmelslichte verlieren.

Vergleicht man im großen Ganzen das panphotometrische Blatt der hochnordischen Pflanze mit jenem wärmerer Gebiete, so kann es nicht entgehen, dass das erstere viel diffuses Licht aufnimmt, wie dies ja für das panphotometrische Blatt Regel ist, aber die Beziehungen zum directen Sonnenlichte sind nicht vorhanden oder nur schwach ausgeprägt, und im extremen Falle unterscheidet sich das panphotometrische von dem aphotometrischen nur mehr dadurch, dass es die Oberseite dem stärkeren Lichte zukehrt und die Unterseite gegen Zutritt directen Lichtes schützt, entweder durch die Lage an und für sich oder dadurch, dass es die Ränder der Oberseite convex richtet, was u. a. auch bei *Dryas octopetala* zu sehen ist.

Bei manchen Pflanzen des hochnordischen Vegetationsgebietes stellt sich die Tendenz zu euphotometrischer Ausbildung bei eingeschränkter Beleuchtung ein. Wenn *Salix polaris* in tief eingeschnittenen Bachrinnen vorkommt und dann nur auf einen Theil des Himmelslichtes (Zenithlichtes) angewiesen ist, stellen sich die Blätter ziemlich genau senkrecht auf das stärkste diffuse Licht, das vom Zenith kommt, also horizontal. An steilen Böschungen, an welchen das Vorderlicht stärker als das Oberlicht ist, richtet sich das Blatt dieser Weide nach dem ersteren und kann hier

unter Umständen die verticale Lage erreichen. Bei frei exponiertem *Papaver nudicaule* sah ich die grundständigen Blätter stark zum Horizont geneigt, aber bei beträchtlichem Ausschlusse des Seitenlichtes stellen sich die Blätter horizontal.

Starke Tendenz zur Horizontalstellung der Blätter fand ich bei *Saxifraga hieracifolia*, auch wenn sie vollkommen frei exponiert war, desgleichen bei *Mertensia maritima*, welche in der Adventbai bei uneingeschränktem Lichtgenusse ihre Blätter flach am Boden ausbreitet, wie ich es später in südlicheren Verbreitungsbezirken dieser Pflanze, z. B. in Tromsö, gesehen habe, wo sie im Vergleiche zu ihrer auf Spitzbergen vorkommenden Schwester geradezu riesenhaft entwickelt ist. Auch bei *Cochlearia fenestralis* sah ich die kleinen Laubblättchen sich genau horizontal ausbreiten. Ich muss indes bemerken, dass ich dieses Pflänzchen nie in völlig freier Exposition angetroffen habe, sondern zumeist in mehr oder minder stark eingeschnittenen Bachgerinnen. An den in der Adventbai vorkommenden *Eriophorum*-Arten fiel es mir oftmals auf, dass die am Stengel befindlichen Blätter ihre Spreiten ziemlich genau horizontal stellen. Doch kann hier wohl kaum ein Fall euphotometrischer Ausbildung des Blattes vorliegen, da die Cyperaceen und die Gramineen (mit Ausschluss der tropischen) bezüglich ihrer Lage dem Lichte gegenüber sich indifferent oder wenig reactionsfähig erweisen und alle ihre etwaigen günstigen Lagen zum Lichte unabhängig von diesem annehmen.[1]

Im Anschlusse an diese an *Eriophorum* gemachten Beobachtungen möchte ich darauf hinweisen, dass im hocharktischen Gebiete Gräser und *Juncus*-Arten vorkommen, welche ihre grünen Organe horizontal ausbreiten, so dass die Blätter einer stärkeren Beleuchtung ausgesetzt sind, als dies bei aufrechter Stellung der Fall wäre. Bei manchen Gräsern sah ich auch den blühenden Stamm horizontal liegen.

Ich hebe einige hiehergehörige Fälle aus meinen Aufzeichnungen heraus.

Bei *Atropis angustata decumbens* sah ich selbst junge frische Halme horizontal am Boden liegen. Bei *Hierochloa*

---

[1] Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke, S. 386.

standen die blütentragenden Halme aufrecht, die blütenlosen lagen wagrecht am Boden; *Poa arctica* sah ich (in blühendem oder blütenlosem Zustande) theils aufrecht, theils wieder liegend. Die stärkere Beleuchtung der an den niederliegenden Halmen stehenden Blätter mag denselben insofern von Nutzen sein, als sie stärkeres diffuses Licht erhalten, als bei mehr aufrechter Richtung der Blätter, obgleich diese wieder insofern mehr Licht bekommen, als beide Blattseiten beleuchtet werden. Ich konnte aber nicht bemerken, dass die horizontalen Halme der *Poa arctica* sich besser als die aufrechten Halme dieser Pflanze entwickelt hätten. Ich brauche wohl nicht näher auszuführen, dass diese Horizontallage der Halme, rücksichtlich des Zustandekommens der Lage, mit der »fixen Lichtlage« der Blätter nichts zu thun hat, was ja schon daraus erhellt, dass die Blätter solcher niederliegender Halme, wie dies so häufig bei aphotometrischen Blättern der Fall ist, häufig die Unterseiten dem Lichte zuwenden. Es soll indes nicht in Abrede gestellt werden, dass auch eine solche Horizontallage von Halmen, selbst wenn sie ganz passiv erfolgen sollte, z. B. durch Überrieselung, der Pflanze einen Beleuchtungsvortheil bringen könnte.

Es ist hier vielleicht am Platze, die im hocharktischen Gebiete so häufige Erscheinung des Niederliegens der Sprosse zahlreicher Pflanzen zu erörtern, welche, wie wir soeben an den Blättern niederliegender Grassprosse gesehen haben, günstige Beleuchtungsverhältnisse für diese Organe im Gefolge hat. Ich habe aber zu wenig Erfahrungen gesammelt, um über die Ursache dieser oft besprochenen Erscheinung mich aussprechen zu können. Ich muss mich auf einige Bemerkungen beschränken. Als Ursache der Horizontallage der Sprosse arktischer Pflanzen werden gewöhnlich äußere mechanische Einflüsse: Wind, Schneedruck, Überrieselung mit Gletscherwasser etc. angegeben. Man muss aber vor allem beachten, dass derartige Wuchsformen auch bei Steppen- und Wüstenpflanzen, bei zahlreichen auf trockenem unfruchtbaren Boden auch in unseren Gegenden auftretenden Pflanzen häufig zu beobachten sind, also die meisten bisherigen Erklärungsversuche unrichtig oder nicht von allgemeiner Giltigkeit sind. Dass eine und dieselbe Pflanzenart unter anscheinend gleichen Verhältnissen aufrecht

sich entwickelt oder aber ausgesprochen niederliegt, wofür wir in *Poa arctica* ein Beispiel kennen lernten, kommt auch in anderen Vegetationsgebieten und an ganz anderen Pflanzen vor. So bemerkt Warming,[1] dass an den nordischen Küsten *Atriplex-*, *Salicornia-* und *Suaeda-*Arten aufrechte und niederliegende Exemplare ausbilden, welche durcheinander vorkommen und hat hieraus abgeleitet, dass kein allgemein zu allen Zeiten an dem betreffenden Standorte herrschender Factor für die Richtung der Sprosse entscheidend sei. Warming neigt der Ansicht zu, dass wohl in erster Linie thermotropische Bewegungen der wachsenden Pflanzentheile das Niederliegen der Sprosse hervorbringen und findet eine Stütze seiner Auffassung in den Beobachtungen Krašans,[2] denen zufolge Pflanzen auf homothermischem Boden aufrechte, auf heterothermischem Boden, insbesondere im alpinen Gebiete, niederliegende Sprosse bilden. Ich halte dafür, dass die Ursachen des Niederliegens der Sprosse sehr mannigfaltige sind, dass äußere mechanische Einflüsse dabei auch im Spiele sind, u. a. auch die Überrieselung, und dass dort, wo die Pflanzen frei exponiert sind, auch das Licht einer jener Factoren sein kann, welcher bei diesen Lageverhältnissen mitwirkt oder in bestimmten Fällen ausschlaggebend ist, wobei ich mich auf noch nicht veröffentlichte, mit *Hordeum murinum* angestellte Versuche stütze, welches Gras bei geringen und mittleren Lichtintensitäten (Lichteinfall vom Zenith) aufrechte, bei hohen Lichtintensitäten wagrechte Sprosse bildet.

Wie die Ursachen der Horizontallage der Sprosse verschiedenartig sind, so sind auch die Folgen dieser Lage für die Lebensverhältnisse der Pflanze nicht einerlei Art. Ich will hier auf diese Beziehungen nur insoweit eingehen, als der Lichtgenuss der Pflanze in Betracht kommt. Wenn die Pflanze bei Annahme der Horizontallage der Sprosse ihre Blätter so ausbreiten kann, dass diese ihre Oberseiten in horizontaler

---

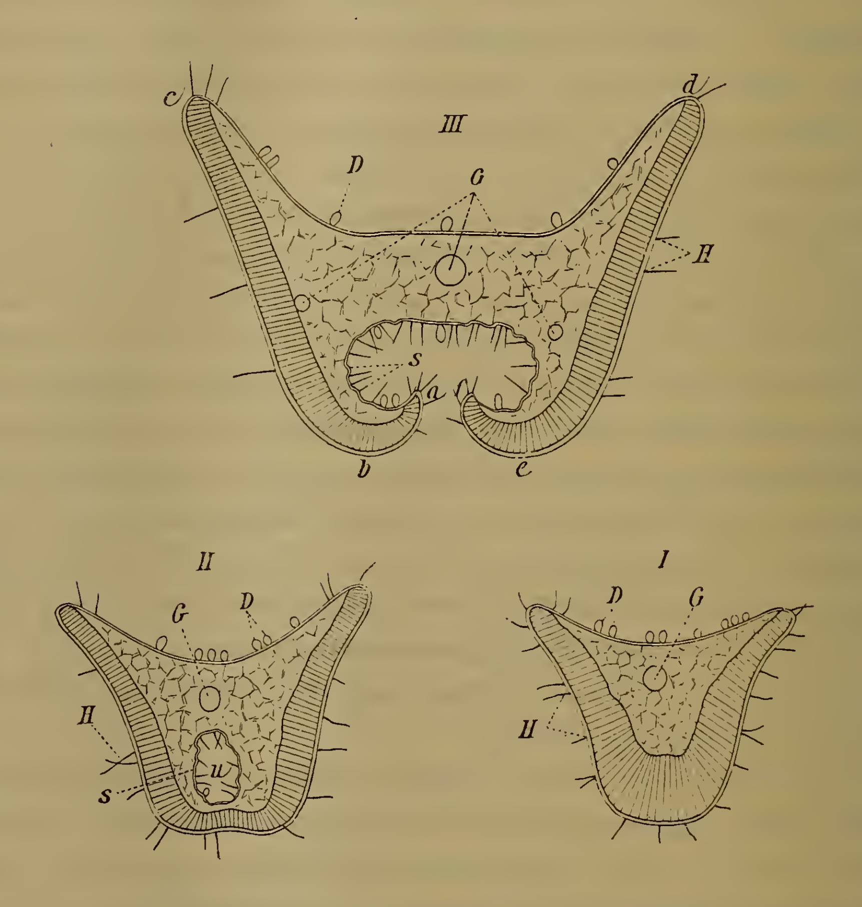
[1] Ökologische Pflanzengeographie, Berlin, 1896, S. 26 ff., wo sehr treffende Bemerkungen über die Ursache des Niederliegens der Sprosse angeführt sind.

[2] Über geothermische Verhältnisse und deren Einfluss auf die Verbreitung der Pflanzen. Verh. d. zool.-bot. Ges., 1884.

Lage dem Lichte zuwenden, so ist dies die günstigste Lichtlage, welche die Blätter, dem diffusen Lichte gegenüber, gewinnen können. In unseren Gegenden und in noch wärmeren Gebieten kommt dieser Fall sehr häufig vor. Im hocharktischen Gebiete ist er selten, kommt aber doch in gut ausgeprägter Form vor, z. B. wie schon oben (S. 387) erwähnt, bei *Mertensia maritima.* Die Horizontallage der Grashalme sichert nun allerdings einem Theile der an denselben befindlichen Blättern ein viel stärkeres diffuses Licht als in jeder anderen Lage, aber ein Theil der Blätter ist dadurch dem Lichte entzogen oder befindet sich in ungünstigen Beleuchtungsverhältnissen. Ob der Vortheil der stärkeren Beleuchtung der zum Lichte günstig gelegenen Blätter den Nachtheil, welcher durch die ungünstigen Beleuchtungsverhältnisse anderer Blätter desselben Sprosses entsteht, aufgehoben wird, konnte ich (bei *Poa arctica*) experimentell nicht entscheiden; aber da kein Unterschied in der Stärke der Entwicklung bei den aufrechten und den niederliegenden Sprossen auffällig wurde, so scheint thatsächlich eine Compensation stattgefunden zu haben; in diesem Falle hätte die Horizontallage der Pflanze keinen sichtlichen Vortheil gebracht, während diese Lage für *Mertensia maritima* vortheilhaft ist, da nur in dieser Lage die Blätter die größte Menge von diffusem Licht sich aneignen können.

In vereinzelten Fällen trägt das Blatt der hochnordischen Pflanze den aphotometrischen Charakter an sich: es nimmt also keine bestimmte Lage zum Lichteinfalle an. Es ist dies der Fall bei *Cassiope tetragona* und bei *Halianthus peploides.* Jüngere Triebe der erstgenannten Pflanze streben oft aufwärts, älter geworden liegen sie zumeist flach auf dem Boden. Alle Blätter bleiben, ob die Sprosse aufstreben oder niederliegen, in ihrer vierreihigen Anordnung. Das noch lebende Laub der älteren Sprosstheile ist grün, das der jungen Sprosstheile verschieden gefärbt. Dem Lichte stark exponierte Laubmassen sind häufig roth (corallenroth bis braunroth). Die am Boden liegenden Blattmassen sind häufig grün, während die gleich alten nach oben gekehrten Blätter roth gefärbt sind. Die jüngsten aufstrebenden Sprosstheile sind mit grünen Blättern besetzt. Sind diese Sprosstheile gegen den Horizont geneigt, so

weisen die nach oben gekehrten Blätter bereits einen röthlichen Farbenton auf, während die nach unten gewandten Blätter ziemlich lebhaft, fast tief grün gefärbt erscheinen, also einen so satten Farbenton aufweisen, wie er sonst am Laube der hocharktischen Pflanzen nicht vorzukommen pflegt. Sprosstheile,



Schwache Vergrößerung. Schematisch. Durchschnitte durch das Blatt von *Cassiope tetragona* III aus dem unteren Blattheile. *G* Gefäßbündel, im Schwammparenchym liegend. Die schraffierte Partie entspricht dem Palissadengewebe (Assimilationsgewebe), *cd* entspricht der Oberseite des Blattes, und ist dem Stamme zugewendet. *cbafed* entspricht der Unterseite des Blattes. Die Oberhaut der Oberseite führt Haare *(H)* und Drüsen. Die Oberhaut der Unterseite Drüsen, Haare und Spaltöffnungen *(s)*.

II aus einer höheren Region des Blattes. Das Blatt ist an dieser Stelle hohl. Die den Hohlraum *(u)* des Blattes bildende Oberfläche entspricht einem Theile (*af*) der Unterseite des tiefer liegenden Blattheiles. Buchstabenbezeichnung wie in III.

I noch höher gelegener Querschnitt. Der Hohlraum (*u* in Fig. II) ist bereits verschwunden.

welche sich aufrecht entwickeln und rothe Blätter besitzen, zeigen, wenn sie sich später horizontal zu Boden legten, auch unterseits geröthetes Laub.

Der anatomische Bau des Blattes der *Cassiope tetragona* ist ein eigenthümlicher, nicht leicht verständlicher. Ich betrachte denselben hier nur insoferne, als es zum Verständnisse der Beleuchtungsverhältnisse des Laubsprosses erforderlich ist. Eine eingehende Beschreibung des anatomischen Baues dieses Blattes, welche hier zu weit führen würde, wird der Assistent des pflanzenphysiologischen Institutes, Herr Dr. Karl Linsbauer, baldigst veröffentlichen.

Der anatomische Bau des Blattes der *Cassiope tetragona*, beziehungsweise meine Auffassung desselben, ist der beistehenden Figurenerklärung zu entnehmen.

Es wird nunmehr verständlich sein, dass die Oberseite des Blattes nur wenig Licht empfängt. Es ist dies aber eine Partie, die am normalen (photometrischen) Laubblatte stark bestrahlt ist und Palissadengewebe führt. In dieser Partie des Blattes der *Cassiope tetragona* fehlt das Palissadengewebe und ist durch Schwammparenchym ersetzt. Etwas mehr Licht als diese Partie des Blattes empfängt die Unterseite des Blattes (Fig. III). Am meisten Licht empfangen im unteren, also gegen die Blattbasis gekehrten Theile des Blattes die beiden Flanken der Unterseite, welche auch als Träger des Assimilationsparenchyms ausgebildet sind. In den oberen, also gegen die Blattspitze gekehrten Theilen des Blattes ist die nach außen gewendete Blattfläche beleuchtet, die gegen den Stengel zu gewendete aber empfängt nur ein sehr schwaches Licht. Blätter, welche seitlich inseriert sind, empfangen nur auf einer der Flanken stärkeres Licht. Die vierreihige Anordnung der Blätter bringt es ferner mit sich, dass an den liegenden Sprossen überhaupt nur eine Hälfte des Laubes als beleuchtet betrachtet werden kann; die am Boden liegende Hälfte des Laubes empfängt ein Licht, welches so schwach ist, dass es zur Assimilation gewiss nicht ausreicht.

Cassiope tetragona dient zum Beweise dafür, dass selbst in lichtarmen Vegetationsgebieten Gewächse existieren können, welche einen Lichtüberschuss empfangen, welche also das

dargebotene Licht nur zum Theile ausnützen, was ja zu den Eigenthümlichkeiten jener Pflanzen gehört, deren Blätter den aphotometrischen Charakter an sich tragen.

Während die Horizontallage der Blätter und Sprosse der *Mertensia maritima* den größten Lichtgenuss sichert und bei *Poa arctica* diese Lage weder einen Zuschuss, noch einen Wegfall von Licht für dieses Gras im Gefolge hat, wird den am Boden liegenden Sprossen der *Cassiope tetragona* infolge dieser Lage ein nicht unbeträchtlicher Theil von Licht entzogen. Dieser Lichtentgang ist aber für diese Pflanze nicht von Nachtheil; das ihr factisch zugeführte Licht ist für sie ausreichend, ja mehr als ausreichend, da sie, wie aus dem ziemlich klar ausgesprochenen Chlorophyllschutze zu ersehen ist, selbst bei horizontaler Lage einen Lichtüberschuss erhält.

Ähnlich so wie *Cassiope tetragona* scheint sich *Halianthus peploides* zu verhalten, welche gleich jener ein aphotometrisches Laub besitzt. Die Triebe dieser Pflanze, welche in der Adventbai in sehr reducierter Form auftritt, wenn sie beispielsweise mit der um Tromsö vorkommenden verglichen wird, fand ich auf Spitzbergen entweder aufstrebend oder — häufiger — niederliegend. In keinen dieser Lageverhältnisse gibt sich eine Beziehung der Blattrichtung zum Lichteinfalle zu erkennen.

Auch noch einige andere Pflanzen empfangen in der Adventbai gleich der *Cassiope tetragona* einen Lichtüberschuss, diejenigen nämlich, deren grundständige, zumeist sehr schmale Blätter dicht gedrängt, fast knäuelförmig am Grunde der Stengel stehen, z. B. *Draba corymbosa*, *D. alpina*, *Sagina caespitosa*, *Arenaria ciliata* und noch einige andere. Diese Pflanzen sind wohl in der Regel völlig frei exponiert, aber die dichte Stellung der Blätter verhindert, dass jedem einzelnen Blatte die größtmögliche Lichtmenge zufließe. Wenn nun auch der Lichtgenuss dieser Pflanzen $= 1$ ist, so ist doch unverkennbar, dass sie, wie dies bei *Cassiope* der Fall ist, durch die dichte Fügung ihrer Blattrosetten einen Theil des vorhandenen Lichtes sich nicht zunutze machen. Das Laub dieser Pflanze trägt, da es doch nur einen Theil der Unterseite dem Lichte zukehrt, bereits den aphotometrischen Charakter.

V. Die Beleuchtung der Pflanze durch directes Sonnenlicht im hocharktischen und in anderen Vegetationsgebieten.

Wie ich schon bei früheren Gelegenheiten auseinandersetzte, so muss man wohl unterscheiden zwischen der directen Sonnenbestrahlung und der durch bloßes diffuses Licht hervorgerufenen Beleuchtung.

Ist der Himmel bedeckt, so dass man die über dem Horizont stehende Sonne nicht sieht, so herrscht bloß diffuses Licht, und zwar strahlt dasselbe von unendlich vielen Seiten auf jeden Punkt hin. Anders ist es, wenn die Sonne am Himmel steht. Nunmehr ist das Tageslicht gemischt: es besteht zum Theile aus von unendlich vielen Seiten her strahlendem diffusen Lichte, zum Theile aus in paralleler Richtung strahlendem Sonnenlichte.

Man pflegt aber gewöhnlich dieses gemischte Licht als Sonnenlicht zu bezeichnen und sagt von einer Pflanze, welche diesem gemischten Lichte ausgesetzt ist, sie sei von der Sonne bestrahlt.

Um tiefere Einsicht in die Verhältnisse der Beleuchtung der Pflanzen zu gewinnen, ist es aber doch nothwendig, zwischen dem diffusen und dem (parallelen) Sonnenlichte zu unterscheiden, und ich habe diesen Unterschied nicht nur im Principe mehrmals hervorgehoben, sondern habe das Verhältnis der Stärke des diffusen Lichtes zum directen (parallelen) Sonnenlichte zahlenmäßig für viele Fälle, allerdings nur mit Rücksicht auf die chemische Intensität, bestimmt.[1]

Die chemische Intensität des Gesammtlichtes (I) wird auf gewöhnliche Weise bestimmt, indem man das gesammte Tageslicht auf horizontal liegendes Normalpapier auffallen lässt und die Zeit (t) misst, welche zur Erreichung des Normaltones erforderlich ist. Es ist dann:

$$I = 1 : t.$$

[1] Wiesner, Lichtgenuss, S. 618 ff. Wiesner, Photochem. Klima von Wien, Cairo und Buitenzorg, l. c. S. 124 ff. Meine im hohen Norden vorgenommenen diesbezüglichen Beobachtungen waren zu fragmentarisch, als dass sie zur Veröffentlichung in der oben genannten Abhandlung über das photochemische Klima im arktischen Gebiete geeignet gewesen wären. Auf einige dort angestellte einschlägige Versuche komme ich oben im Texte zu sprechen.

Die Intensität des diffusen Antheiles (I') des gemischten Tageslichtes wird bestimmt, indem man, unter Einhaltung bestimmter Vorsichten,[1] die Stärke des Schattenlichtes bestimmt, d. i. also die Intensität des Lichtes, welches im Schatten herrscht, welcher durch das gemischte Licht erzeugt wird.

Die Intensität des directen Sonnenlichtes (I'') ergibt sich aus der Gleichung

$$I'' = I - I'.$$

Man wird also die Intensität des directen (parallelen) Sonnenlichtes finden, wenn man von der Intensität des Gesammtlichtes die Intensität des diffusen Lichtes abzieht.

Die Intensität des directen Sonnenlichtes ist nun entweder größer als die des diffusen Lichtes, oder kleiner, oder im Vergleiche zu diesem gleich Null.

Nach dem Augenschein wird man verstehen, dass das directe Sonnenlicht intensiver ist als das diffuse, aber es leuchtet vielleicht nicht ein, dass die Intensität des Sonnenlichtes bis auf die Stärke des diffusen Lichtes, ja vergleichsweise bis auf den Wert Null sinken kann, weshalb ich diese Verhältnisse zum näheren Verständnisse des in dieser Abhandlung Vorzutragenden darzulegen mich gedrängt fühle.

Wenn ich an der eben aufgestellten Gleichung, deren Berechtigung wohl völlig klar ist, festhalte, so wird eine Intensität des directen Sonnenlichtes, welche ich gleich Null setzen muss, eintreten, wenn $I = I'$ ist, d. i. wenn das Gesammtlicht geradeso stark ist als das diffuse Licht, mit anderen Worten, wenn das gesammte Tageslicht auf dem Normalpapier genau dieselbe Wirkung ausübt, als an jener Stelle, auf welcher der durch die Sonnenstrahlen erzeugte Schatten hinfallen sollte. Es geht hier also die (chemische) Wirkung des directen Sonnenlichtes im diffusen Lichte auf, ich kann das eine von dem anderen nicht mehr unterscheiden.

Es wird nunmehr ganz verständlich sein, in welchem Falle das Sonnenlicht rücksichtlich seiner chemischen Stärke gleich dem diffusen Lichte ist, wenn nämlich das Gesammtlicht gerade doppelt so stark ist als das diffuse Licht.

---

[1] Siehe hierüber die eben citierten Abhandlungen.

All' dies bezieht sich allerdings nur auf die chemisch wirksamen Strahlen, gilt also direct nur für jene in der Pflanze statthabenden Wirkungen, welche von diesen Strahlengattungen ausgehen, also vornehmlich für die durch das Licht beherrschten Wachsthumsvorgänge. Ich darf aber, wenn es sich um vergleichsweise durchzuführende Messungen des Tageslichtes handelt, annäherungsweise aus den gefundenen Werten der chemischen Intensität auf die Stärke des Lichtes überhaupt schließen. Man wird beispielsweise nur einen kleinen Fehler begehen, wenn man die optische Helligkeit des östlichen oder westlichen Himmels aus dem Befunde der chemischen Lichtstärke oder die optische Helligkeit des diffusen Lichtes im Vergleiche zur optischen Helligkeit des directen Sonnenlichtes aus gleichzeitigen chemischen Intensitätsbestimmungen ableitet. Da es sich einstweilen um angenähert richtig bestimmte Lichtstärken handelt — vorher ließ man sich ja nur durch den bloßen sehr trügerischen Augenschein leiten, und genaue, jede Strahlengattung berücksichtigende Intensitätsbestimmungen sind derzeit für unsere Zwecke noch unanwendbar —, so müssen wir uns einstweilen mit unserer in manchen Fällen thatsächlich noch rohen Methode behelfen. Dass diese Methode aber nicht nur die auf das Normalpapier wirkenden (chemischen) Strahlen misst, sondern bei Vergleichen angenähert auch die Lichtstärke überhaupt charakterisiert, muss hier betont werden, weil einzelne thatsächliche Beobachtungen gegen diese Auffassung zu sprechen scheinen.

Eine solche Beobachtung ist die folgende. Die chemische Intensität des directen Sonnenlichtes wird bereits gleich Null, wenn bei uns die Sonne etwa 17 bis 18° oder tiefer über dem Horizonte steht. Nun sehe ich aber bei diesem niederen Sonnenstande die Sonne noch sehr scharf, ja bei 17 bis 18° blendet sie mich noch.

Hier scheint es also, als wenn die optische Helligkeit des directen Sonnenlichtes in ganz anderem Verhältnisse zur optischen Helligkeit des diffusen Lichtes stehen würde, als die chemischen Intensitäten dieser beiden Lichtarten. Diese Auffassung muss sich aber wesentlich ändern, wenn man die unter den angenommenen Verhältnissen herrschenden Beleuchtungs-

verhältnisse der Netzhaut des Auges mit jenen vergleicht, denen das lichtempfindliche Normalpapier ausgesetzt ist. Auf das Normalpapier wirkt ja das gesammte diffuse Licht des Himmels ein, und eben dieser Lichtmasse gegenüber verschwindet die Menge des von der sinkenden Sonne ausgehenden parallelen Lichtes. Anders aber sind die Verhältnisse im Auge, wenn ich in die sinkende Sonne sehe: der Reiz des Lichtes der sinkenden Sonne bewirkt eine starke Verengerung der Pupille, und es fällt nur ein kleines Stück des Himmelsbildes auf die Retina. Und mit dem (diffusen) Lichte dieses kleinen Himmelsstückes vergleiche ich das Licht des Sonnenbildes, welches nun in der That im Verhältnisse zum diffusen Lichte sehr lichtstark erscheinen muss. Ich kann ja diese Verhältnisse auch bei der Prüfung der chemischen Lichtstärke nachahmen. Wenn ich zur Zeit, wenn die directe Wirkung des parallelen Sonnenlichtes am Normalpapier nicht mehr nachweisbar ist, einen großen Theil des diffusen Lichtes absperre, so kann ich die chemische Wirkung des directen Sonnenlichtes wieder in Erscheinung bringen. Der optische und der chemische Schatten, den die sinkende Sonne wirft, wird desto schärfer sein, je weniger diffuses Himmelslicht ich zutreten lasse.

Aber es ist noch etwas anderes zu beachten. Wenn ich bei aufrechter Stellung in die Abendsonne sehe, so wirken zu Gunsten der Helligkeit des Sonnenbildes noch zwei Momente: erstens fallen die Sonnenstrahlen fast senkrecht auf das Auge und üben hier die relativ stärkste Wirkung aus, und zweitens gelangt gerade jenes diffuse Licht, welches am hellsten ist, nämlich das diffuse Zenithlicht, nicht oder nur geschwächt ins Auge. Es ist selbstverständlich, dass das Auge für die gelben und rothen Strahlen der untergehenden Sonne empfindlicher ist als gegen die chemischen; allein davon überzeugt man sich durch den Augenschein, dass, wenn die chemische Wirkung der directen Sonnenstrahlen gleich Null geworden ist, die optische Helligkeit dieser Strahlen auch sehr gesunken ist, wie aus dem geringen Unterschiede in der Stärke des gemischten und des Schattenlichtes zu ersehen ist. Wenn also nach Ausweis der photochemischen Probe die Stärke des directen Sonnenlichtes gleich Null geworden ist, kann, mit Rücksicht

auf die für unsere Zwecke angestrebte Genauigkeit, die Stärke des directen Sonnenlichtes im Vergleiche zum diffusen Lichte, wenn auch nicht gleich Null, so doch als sehr gering angesehen werden. Dies ergibt sich ja auch aus der Schwäche des Schattenlichtes bei tiefstehender Sonne auf frei exponiertem Standpunkte.

Nach den Wiener Beobachtungen ist bis zu einer Sonnenhöhe von circa 19° die chemische Intensität des directen Sonnenlichtes gleich Null. Bei einer Sonnenhöhe von 33 bis 57° und unbedeckt erscheinender Sonne ist je nach dem Zustande der Atmosphäre in Wien die chemische Intensität der directen Sonnenstrahlen gleich der Intensität des diffusen Lichtes.[1] In Wien erreicht die chemische Intensität des directen Sonnenlichtes höchstens das Doppelte der chemischen Intensität des diffusen Lichtes.[2] An anderen Orten der Erde (Heidelberg, Manchester, Lissabon, Catania) wurden andere Sonnenhöhen gefunden, bei welchen die chemische Intensität des Sonnenlichtes $= 0$ oder $= 1$ wird, als in Wien. Eine Gesetzmäßigkeit in dieser Richtung nach den klimatischen Verhältnissen ließ sich bisher nicht aufstellen.

Leider habe ich während meines Aufenthaltes im hohen Norden nur selten völlig unbedeckte Sonne beobachtet, und da ich gerade bei diesem Zustande des Himmels anderweitige Beobachtungen vorzunehmen hatte, so konnte ich nur wenige Versuche zu dem Zwecke anstellen, um das Verhältnis der Stärke des directen Sonnenlichtes zu jenem des diffusen Tageslichtes zu ermitteln.

Es waren dies im ganzen 15 Versuche, welche in Adventbai, in Hammerfest und in Tromsö angestellt wurden, welche das übereinstimmende Resultat ergaben, dass für gleiche

---

[1] Diese Daten beziehen sich auf völlig unbedeckten Himmel. Wenn die Sonne nur schwach verschleiert erscheint, tritt die Gleichheit der directen Strahlung mit dem diffusen Lichte — nach den bisher in Wien angestellten Beobachtungen — erst bei einer Sonnenhöhe von 62° ein. Bei stärkerer Bedeckung des Himmels ist ein Unterschied zwischen der Stärke des directen Sonnen- und des diffusen Tageslichtes in Wien selbst bei den höchsten Sonnenständen nicht mehr zu constatieren.

[2] Photochem. Klima von Wien, Cairo und Buitenzorg, l. c. S. 128.

Sonnenstände (und unbedeckte Sonne) das directe Sonnenlicht im Vergleiche zum diffusen eine etwas größere chemische Lichtintensität zeigte als in Wien.

Während in Wien die Stärke des directen Sonnenlichtes bei einer Sonnenhöhe von 18° 26′ und darunter (im oben definierten Sinne) gleich Null war, fand ich in der Adventbai sogar bei schwach bedeckter Sonne am 10. August um $6^h 3^m$ p. m. noch ein schwaches Übergewicht des directen Sonnenlichtes gegenüber dem diffusen Tageslichte, also bei einem Sonnenstande von 15° 3′. Es müsste von berufener Seite untersucht werden, inwieweit dieser große Unterschied auf die bekanntlich im hohen Norden sehr starke Refraction zu setzen ist.

Während in Wien gewöhnlich erst bei einer Sonnenhöhe von nahezu 57° die Stärke des directen Lichtes gleich jener des diffusen wurde, beobachtete ich dieses Verhältnis in Hammerfest und Tromsö schon bei 33° Sonnenhöhe, was in Wien nur in seltenen Fällen eintritt.

Man wird nach diesen Beobachtungen über die Stärke des directen Sonnenlichtes im Vergleiche zum diffusen wohl sagen dürfen, dass erstere im arktischen Gebiete bei gleichem Sonnenstande doch merklich bedeutender ist als in Wien.

Für das alpine Gebiet liegen in dieser Richtung bisher noch gar keine Beobachtungen vor. Man kann nur mit einiger Wahrscheinlichkeit voraussagen, dass die Stärke des directen Sonnenlichtes bei gleicher Sonnenhöhe in der alpinen Region gewiss nicht hinter der der arktischen zurückstehen dürfte.

Man wird also annehmen dürfen, dass im arktischen Gebiete bei klarem Sonnenscheine eine directe Wirkung des parallelen Sonnenlichtes erst bei einer über 15° gelegenen Sonnenhöhe sich merklich geltend machen wird, und dass bei der geringen Erhebung der Sonne über den Horizont im hocharktischen Gebiete selbst zur Mittagszeit das directe Sonnenlicht höchstens die Stärke des diffusen erreichen wird.

Da im allgemeinen mit der Zunahme des Sonnenstandes die Stärke des directen Sonnenlichtes im Vergleiche zum

diffusen zunimmt, so kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass das directe Sonnenlicht in der alpinen Region zur Vegetationszeit im Vergleiche zum diffusen Tageslichte viel stärker sein muss als im arktischen Gebiete. Nach den bisherigen Beobachtungen ist anzunehmen, dass im hocharktischen Gebiete die Intensität des gemischten Sonnenlichtes höchstens doppelt so stark ist als die des diffusen Lichtes.[1] Und auch dieser geringe Intensitätsüberschuss des gemischten Sonnenlichtes tritt nur ein bei klarem Himmel, mittags um den 21. Juni herum.

Directe Bestimmungen der chemischen Intensität des directen Sonnenlichtes im Vergleiche zum diffusen sind in der alpinen Region bisher noch gar nicht vorgenommen worden, aber schätzungsweise darf man das stärkste Sonnenlicht im Vergleiche zum diffusen Gesammtlichte (über der Baumgrenze in mittleren Breiten) als mindestens dreimal so stark veranschlagen.

Während in der Adventbai eine merkliche Wirkung des directen Sonnenlichtes erst bei einem Sonnenstande von circa 15° anzunehmen ist und im äußersten Falle (am 31. Juni um 12^h m.) bis 35° 15′ reicht, geht in mittleren Breiten in der alpinen Region die Wirkung des directen Sonnenlichtes bis zu einer Sonnenhöhe von einigen 60°.

Zweifellos wird in keinem Vegetationsgebiete der Pflanze so schwaches Licht zugeführt, als an der arktischen Vegetationsgrenze, und es steht deshalb, wie aus obigen Darlegungen hervorgeht, die hocharktische Pflanze im vollen Gegensatze zur hochalpinen Pflanze.

Der Unterschied zwischen den Beleuchtungsverhältnissen der hochalpinen und der hocharktischen Pflanze liegt hauptsächlich darin, dass die erstere einer weitaus stärkeren directen (parallelen) Sonnen-

---

[1] Es ist selbstverständlich, dass das gemischte Sonnenlicht doppelt so stark sein muss als das diffuse, wenn dessen Intensität gleich ist jener des directen Sonnenlichtes (siehe oben S. 404).

strahlung und einer stärkeren gemischten Sonnenbeleuchtung ausgesetzt ist als die letztere. Aber nicht nur die Intensität des Lichtes ist in der hochalpinen Region zur Vegetationszeit größer als im hocharktischen Gebiete, es sind auch trotz der geringeren Tageslänge die täglichen Lichtsummen bedeutend größer. Directe Beobachtungen, welche zur genauen Bestimmung der Lichtintegrale in der alpinen und arktischen Zone erforderlich wären, fehlen allerdings; allein schon die vorhandenen Beobachtungen führen zu einer Wahrscheinlichkeitsberechnung, derzufolge das Lichtintegral in der Adventbai am 21. Juni bedeutend niederer ist (121) als das durchschnittliche Lichtintegral für Wien im April (145) und September (150). Wenn nun auch die Sonnenbedeckung im alpinen Gebiete größer ist als in Wien, so ist wieder die Lichtintensität im alpinen Gebiete bei gleichem Sonnenstande größer als in Wien. Da nun schon im Beginne und am Schlusse der alpinen Vegetationsperiode die tägliche Lichtsumme beträchtlich größer angenommen werden muss als zur Zeit des höchsten Sonnenstandes im hocharktischen Gebiete, so wird man wohl mit Bestimmtheit sagen können, dass die frei exponierte Pflanze des hochalpinen Gebietes eine weitaus größere tägliche Lichtsumme empfängt als die hocharktische.

Es sind also die Beleuchtungsverhältnisse in der hochalpinen Region total verschieden von jenen im hocharktischen Gebiete, sowohl was die Lichtstärke, als die Lichtsumme anlangt, in der ersteren rasch wechselnd und durch die Nacht unterbrochen, in dem letzteren relativ viel gleichmäßiger und ohne Unterbrechung. Pflanzen gleicher Art, welche sowohl im hochalpinen, als im hocharktischen Gebiete auftreten, zeigen nach Bonnier nicht unerhebliche Unterschiede in der Ausbildung der Vegetationsorgane. Experimentelle Untersuchungen über das Verhalten der alpinen Pflanze in der arktischen Region und vice versa fehlen, so dass sich die Verhältnisse der Anpassung gleicher Species an das alpine und arktische Klima noch nicht überschauen lassen. Dass aber trotz der specifischen Gleichheit dieser Pflanzen dieselben verschiedenartigen Vegetationsbedingungen im arktischen und alpinen

Gebiete sich angepasst haben, geht schon aus Bonniers bekannten Untersuchungen hervor.[1]

Bevor ich noch das hocharktische Gebiet durch eigene Anschauung kennen lernte, habe ich die Meinung ausgesprochen, »dass die wahren Sonnenpflanzen nicht so sehr, wie man bisher meinte, in der tropischen Zone, als vielmehr im arktischen und alpinen Gebiete zu finden sind«[2] und habe die Ansicht zu begründen versucht, »dass die volle und directe Sonnenstrahlung für das Pflanzenleben nur dann von Bedeutung wird, wenn die Medien, in welchen die Pflanze ihre Organe ausbreitet, kalt sind, indem das Licht (bei solchen Pflanzen in besonders hohem Maße) als Wärmequelle herangezogen wird«.[3]

Die im hocharktischen Gebiete von mir angestellten Beobachtungen haben die oben ausgesprochene Meinung bestätigt, sie haben aber auch gelehrt, dass die über der Baumgrenze gelegene alpine Pflanze noch in höherem Maße »Sonnenpflanze« als die hocharktische ist. Schon aus dem Unterschiede der mittäglichen Sonnenstände ergibt sich die stärkere Bestrahlung der alpinen gegenüber der hocharktischen Pflanze; durch die oben mitgetheilte Untersuchung über das Verhalten der Intensität der directen (parallelen) Sonnenstrahlung zur Stärke des diffusen Lichtes tritt die Beziehung dieser beiden Kategorien von Pflanzen zum Sonnenlichte noch schärfer hervor.

Man wird aber zwischen diesen »Sonnenpflanzen« und den in mittleren und geringen Breiten in der Ebene oder auf gering sich erhebendem Terrain vorkommenden Pflanzen im großen Ganzen doch unterscheiden müssen. Ich denke da an Pflanzen, welche der Sonne exponiert sind, auf Wiesen, in Steppen, Wüsten und ähnlichen Localitäten auftreten und die in allen Zonen der Erde zu finden sind. Solche Pflanzen sind

---

[1] G. Bonnier, Les plantes arctiques comparées aux mêmes espèces des Alpes et des Pyrenées. Revue générale de Botanique, T. VI (1894), p. 505. Es ist auch zu vergleichen: Bonnier, Adaptation des plantes au climat alpin. Ann. des sc. nat. Bot., XX (1895).

[2] Lichtgenuss, S. 709.

[3] Lichtgenuss, S. 709.

entweder doch nicht so völlig frei exponiert, dass jedes Blatt dem gesammten Tageslichte ganz oder fast vollkommen schutzlos ausgesetzt ist, z. B. hohe, dicht stehende Wiesengräser oder, um ein besseres Beispiel zu wählen, die Getreidesaat; oder man erkennt deutlich, dass solche Pflanzen ein Übermaß von gemischtem Sonnenlichte empfangen, gegen welches sie sich durch zahlreiche Schutzeinrichtungen wehren. Dies ist vor allem bei der krautigen Wüstenvegetation der Fall, wo die Ausbildung aphotometrischer Blätter sehr häufig vorkommt, aber auch bei vielen Steppenpflanzen und krautigen Gewächsen anderer frei exponierter Standorte.

Die Sonnenpflanzen dieser letzteren Art, welche also in mittleren und geringen Breiten auf geringer Seehöhe anzutreffen sind, unterscheiden sich von der arktischen und alpinen Sonnenpflanze entweder dadurch, dass sie sich bis zu einem gewissen Grade selbst beschatten oder dass sie ein Übermaß von Licht durch Schutzeinrichtungen abwehren oder, mit aphotometrischem Laube versehen, sehr verschwenderisch mit dem dargebotenen Lichte umgehen und dadurch sich zu den mit euphotometrischem Laube versehenen Pflanzen in den schärfsten Gegensatz stellen.

Eine absolute Grenze zwischen den hier kurz skizzierten Kategorien von krautigen Sonnenpflanzen — Holzgewächse sind hier ganz außer Betracht gelassen und kommen in einem späteren Capitel zur Sprache — lässt sich nicht ziehen; es ist ja schon erwähnt worden, dass selbst im hocharktischen Gebiete einzelne Pflanzen mit aphotometrischem Laube vorkommen, welche einen Lichtüberschuss empfangen.

Nach diesen Auseinandersetzungen über das Verhältnis der Lichtstärke des directen Sonnenlichtes zum diffusen Tageslichte wird man, wie ich hoffe, den Einfluss der Lage des Terrains zur Himmelsrichtung auf die Entwickelung der Pflanze im hocharktischen Gebiete besser als bisher zu beurtheilen imstande sein.

Der Einfluss der Lage des Terrains zur Himmelsrichtung auf die Entwickelung der Pflanzen ist oft wahrgenommen und beschrieben worden. Der auffällige Gegensatz zwischen der Vegetation an gegen Norden oder gegen Süden gelegenen

Cultur- oder sonstigen Vegetationsböden ist den Land- und Forstwirten, beziehungsweise Botanikern lange bekannt und auf den Unterschied der Beleuchtungsverhältnisse zurückgeführt worden.

Die bisher vorliegenden einschlägigen Beobachtungen beziehen sich zumeist auf die Vegetation der gemäßigten Zone. Aber auch auf die alpine Pflanzenwelt bezugnehmende diesbezügliche Beobachtungen liegen reichlich vor. Auch rücksichtlich der Tropen sind einige hiehergehörige Beobachtungen, allerdings sehr vereinzelt, angestellt worden, und deshalb weise ich hier auf einen charakteristischen Fall hin, dessen Kenntnis wir Warming verdanken. Der genannte Forscher hat nämlich in Brasilien die Beobachtung gemacht, dass dort vorkommende *Ficus*-Bäume sich entsprechend der Lage nach den Weltgegenden belauben, so dass eine Seite der Krone schon ganz belaubt sein kann, während die entgegengesetzte noch laublos ist.[1]

In welchem Grade die Wirkung der directen Sonne auf nördlichen oder südlichen Standorten in der Vegetation je nach der geographischen Breite und Seehöhe zur Geltung kommt, ist, soviel mir bekannt, bisher nicht erörtert worden, und es scheint die Ansicht zu herrschen, dass überall auf der Erde, wo eine Vegetation vorkommt, die mittägliche gegenüber der mitternächtlichen Lage die bevorzugte sei.

Schon aus den allgemein bekannten Thatsachen über den Stand der Sonne je nach der geographischen Breite ist zu ersehen, dass der Einfluss der Lage des Terrains auf die Vegetation nach der geographischen Breite eine verschiedene sein wird. Insoferne ergibt sich ein Gegensatz zwischen dem polaren und dem tropischen Gebiete, als im ersteren zur Vegetationszeit die Sonne über dem Horizonte bleibt, also keine Terrainlage existiert, welche nicht directer Insolation ausgesetzt ist, also auch der genau nach Norden abgedachte Boden, während am Äquator die Sonne nur den Bogen von Osten nach Westen zurücklegt. Freilich bewirkt die Zenithlage der Sonne wieder, je nach der Neigung des Terrains, von

---

[1] Warming, Lagoa Santa. Danske Vid. Selsk. Skr. VI, 1892.

einer bestimmten Grenze an eine gleichmäßige starke Beleuchtung für alle geneigten Terrainflächen.

Es ergibt sich also rücksichtlich der Bestrahlung des geneigten Terrains je nach der geographischen Breite eine bedeutende Complication. Dieselbe soll hier nicht näher analysiert werden. Eines aber ist schon im vornherein als wahrscheinlich anzunehmen, dass kein Vegetationsgebiet existiert, in welchem die verschiedene Lage des Terrains von der directen Sonnenbeleuchtung in so geringem Grade beeinflusst wird, als das hocharktische. Denn erstlich wird selbst der nach Norden gelegene Boden von den Sonnenstrahlen getroffen und zweitens ist die Erhebung der Sonne über den Horizont eine so geringe, dass die Insolationswirkung selbst auf dem nach Süden abgedachten Boden nur eine geringe sein wird.

Nach dem Vorhergehenden wird beispielsweise in der Adventbai eine über die diffuse Strahlung hinausgehende Wirkung der Sonnenstrahlen im äußersten Falle (mittags um den 21. Juni herum) nur eintreten, wenn die Sonne zwischen 15 und etwa 35° über dem Horizonte steht. Bei nur einigermaßen verschleiertem Himmel wird aber selbst diese geringe Wirkung nicht stattfinden, und es wird sich die Wirkung der Sonne, wenn letztere nicht vollkommen klar oder nahezu klar am Himmel erscheint, nur in einer größeren Stärke des diffusen Lichtes äußern.

Die Beleuchtung des geneigten Terrains ist aber nicht nur von der Sonnenhöhe, sondern auch von der Bodenneigung abhängig. Je mehr die auf den Boden auffallenden Sonnenstrahlen sich der senkrechten Richtung nähern, desto größer wird ihre Wirkung sein. Da eine merkliche Wirkung der directen Sonnenstrahlen erst bei einem Sonnenstande zwischen 15 und 35° in der Adventbai anzunehmen ist, so müsste, damit bei diesem Sonnenstande die kräftigste Wirkung auf die Vegetation des geneigten Bodens sich einstellt, die Neigung des letzteren 75 bis 55° betragen. Böschungen von 55 bis 75°, auf welche die Sonnenstrahlen senkrecht auffallen, vermögen aber an der arktischen Vegetationsgrenze kaum eine Phanerogamenvegetation mehr zu erhalten, da die Bewegungen der Gletscher- und überhaupt der Schmelzwässer sie bei solcher

Steilheit wegschwemmen müsste. Damit aber bei höchstem Sonnenstande die Sonnenstrahlen unter einem Winkel von 70° auffallen, müsste das Terrain schon eine Neigung von 35° besitzen, auf welchem die Besiedlung nach meinen Beobachtungen schon eine spärliche ist, indem die wenigsten Phanerogamen auf einem solchen Boden sich zu entwickeln vermögen. Bei einer Bodenneigung von 10°, auf welcher eine normale Tundravegetation sich entwickelt, können die Sonnenstrahlen bei höchstem Sonnenstande Ende Juni allerdings den Boden unter einem Winkel von etwa 45° treffen.

Es ist aber noch auf eine weitere Einschränkung der Wirkung des directen Sonnenlichtes auf die hocharktische Pflanze hinzuweisen. Die fixe Lichtlage der Blätter ist überhaupt von der wechselnden Stärke des directen Sonnenlichtes unabhängig und speciell in der Adventbai selbst vom stärksten diffusen Lichte nur näherungsweise beherrscht. Es stehen also die eine fixe Lichtlage annehmenden Blätter der hochnordischen Pflanze nicht wagrecht, sondern nähern sich bei freier Exposition nur beiläufig der horizontalen Lage. Es wird also, wie man sieht, bei geneigter Terrainlage der Boden eine stärkere Bestrahlung erfahren, als die Blätter der auf demselben vorkommenden Pflanzen. Beispielsweise werden die Sonnenstrahlen bei einem Sonnenstande von 15 bis 35° und einer Bodenneigung von 30° auf dem der Sonne gegenüberliegenden Terrain unter Winkeln von 45 bis 65° auf den Boden auffallen, aber die (panphotometrischen) Blätter werden von den Sonnenstrahlen unter viel kleineren Winkeln getroffen werden; und nimmt man an, dass die Blätter horizontal stehen, so treffen die Strahlen unter Winkeln von bloß 15 bis 35° auf das Blatt.

Fasst man all' die vorgetragenen Thatsachen zusammen, bedenkt man ferner, dass an der arktischen Vegetationsgrenze nur sehr kurze Zeit ein Mittagssonnenstand von etwa 35° herrscht und beachtet man schließlich die starke Himmelsbedeckung, so wird man wohl zweifeln dürfen, ob die Lage des Terrains durch die hiedurch geschaffenen Beleuchtungsverhältnisse einen so großen Einfluss auf die Entwickelung der hochnordischen Vegetation wird nehmen können als in unseren Gegenden und insbesondere als in der alpinen

Region mittlerer Breiten, wo der Unterschied zwischen nördlicher und südlicher Exposition in der Ausbildung der Pflanzen sich wirklich sehr bemerklich macht.[1]

Nach den Beobachtungen von Rosenvinge und Stefansson soll auch in den arktischen Ländern die Vegetation an den Südseiten viel üppiger als an den Nordseiten entwickelt sein, und es wird angegeben, dass *Silene acaulis* an ersteren blütenlos ist, hingegen an letzteren mit Blüten geschmückt ist.[2]

Ich habe auf diese Verhältnisse im hohen Norden (Adventbai, Trollfjord) geachtet, konnte aber nicht die Überzeugung gewinnen, dass die Lage des Terrains gegen die Weltgegenden infolge ungleicher Besonnung der Pflanzen auf deren Entwickelung einen auffälligen Einfluss nimmt. Wenn je nach der Lage des Terrains sich an der nordischen Vegetationsgrenze ein schärfer hervortretender Unterschied in der Pflanzenwelt zu erkennen gibt, so kann ich denselben nicht auf die Unterschiede der Beleuchtung der Pflanze zurückführen, sondern bin der Ansicht, dass hier anderweitige Verhältnisse maßgebend einwirken. Vor allem geschützte Lage, namentlich geschützt gegen starke Winde. Auf diesen Einfluss geschützter Lage ist oftmals aufmerksam gemacht worden, so z. B. von Middendorff auf die relativ üppige Vegetation der vor rauhen Winden geschützten Abhänge des Taimyrflusses in Nordsibirien. Über den Einfluss geschützter Lage auf die Vegetation der arktischen Grasmatten und der »Oasen der Tundra« hat Warming einige wichtige Beobachtungen zusammengestellt.[3]

---

[1] Wo in mittleren Breiten die alpine Vegetation sehr hoch emporsteigt, kommt sie daselbst nur an den Südseiten zur Entwickelung. Ich erinnere hier an die bekannte, von Regel (Gartenflora, 1878) herrührende Angabe, dass in Kultscha nordöstlich vom Issyk-Kulsee (43° N. B.) die Alpenflora 14.000′ über das Meer sich erhebt, in solcher Seehöhe aber nur auf den sonnigen, gegen Süd gelegenen Abhängen sich ausbreitet.

[2] Nach Beobachtungen, welche die genannten Forscher in Südgrönland, beziehungsweise auf Island anstellten. Siehe die Citate bei Warming, welcher in seiner ökologischen Pflanzengeographie, deutsche Ausgabe, S. 14 die oben angeführten Daten mit Bezug auf den Einfluss der Besonnung der Pflanzen auf geneigtem Terrain betont.

[3] L. c. S. 315.

Bei genauer Berücksichtigung aller wirksamen Factoren wird sich vielleicht ein merklicher Unterschied in der Vegetation bei nördlicher und südlicher Exposition infolge ungleicher Besonnung herausstellen. Es wird hiebei zu beachten sein, dass sich die Exposition nach Süden mit einem Schutze gegen Nordwinde combiniert und dass auch die stärkere Erwärmung des Bodens bei nach Süd geneigtem Boden begünstigend auf die auf solchem Terrain vorkommende Vegetation einwirkt. Allein schon nach den hier vorgebrachten Erwägungen und den bisherigen thatsächlichen Beobachtungen wird der oben (S. 414) von vornherein als wahrscheinlich hingestellte Satz Geltung haben: dass nämlich kein Vegetationsgebiet existiert, in welchem die auf verschieden gegen die Himmelsrichtung geneigtem Terrain auftretende Vegetation von der directen Einwirkung der Sonnenstrahlen auf die Pflanzenorgane in so geringem Grade beeinflusst wird als das hocharktische.

In diesem Betrachte besteht ein großer Gegensatz zwischen der hochalpinen und der hocharktischen Pflanze: infolge ihrer auf freie Exposition angewiesenen Lebensweise sind beide Sonnenpflanzen, aber die erstere ist auf viel stärkere Sonnenstrahlung angewiesen als die letztere.

VI. Physiologische Verzweigung der Holzgewächse im arktischen Gebiete.

Ich habe bei früherer Gelegenheit in eingehender Weise auseinandergesetzt, dass jedes Holzgewächs sich nur so weit verzweigt, als dies mit seinem Lichtbedarfe verträglich ist.[1]

Wie unter den krautigen Pflanzen gibt es auch unter den Holzgewächsen unverzweigte Formen (Palmen, Farnbäume, sogar, wie später noch näher darzulegen sein wird, dicotyle Bäume); aber die fortwährende Erzeugung axillarer Sprosse bewirkt bei den meisten Holzgewächsen Verzweigungen, deren Grade ich früher schon genau angegeben habe.[2] Ich will diese Sache hier nicht wiederholen, weshalb auf diesen Gegenstand

[1] Lichtgenuss, S. 651 ff.

[2] Lichtgenuss, S. 669 ff.

hier nicht mehr weiter eingegangen werden soll. Doch seien durch ein anschauliches Beispiel die möglichen Grade dieser Verzweigungen in Erinnerung gerufen, was wohl in einfachster Weise dazu beitragen dürfte, die Darlegungen dieses Abschnittes verständlich zu machen. Eine 100jährige Eiche ist befähigt, im Laufe ihrer Entwickelung morphologisch zum mindesten 99 Zweigordnungen auszubilden; allein thatsächlich erscheinen an den Eichen nur bis sechs Zweigordnungen. Die durch eine enorme Zweigreduction zustande kommende factische Verzweigung nenne ich die physiologische Verzweigung. Die physiologische Verzweigung reicht bei jedem Baume gerade nur so weit, als es der Lichtbedarf zulässt. Diese für die Existenz der Holzgewächse erforderliche Zweigreduction wird im großen Ganzen durch die Unterschreitung des Minimums des Lichtgenusses der betreffenden Pflanze vollzogen. Die Pflanze hat hiefür aber auch noch andere Behelfe. So habe ich u. a. darauf aufmerksam gemacht, dass die partiell sympodiale Ausbildung der Sprosse zahlloser Holzgewächse (Linden, Buchen, Ulmen, *Ailanthus* etc.) nothwendig zu einer Reduction der Zweigordnung führt, indem eine Axillarknospe (statt der Terminalknospe) den Zweig fortsetzt.

Ich habe schon früher die Zweigordnungszahlen vieler Holzgewächse in der gemäßigten Zone, ferner im tropischen und subtropischen Gebiete festgestellt und habe auf diese Verhältnisse auch bei meinen im arktischen Gebiete ausgeführten Studien Rücksicht genommen.

Meine früheren Beobachtungen führten zu dem Resultate, dass der niedrigste Grad der Verzweigung an Holzgewächsen der Tropen zu beobachten ist. Ich sagte ja schon früher, dass dort Holzgewächse vorkommen, welche gänzlich unverzweigt sind, bei welchen also die Zweigordnungszahl = 0 ist. Hiezu gehören aber nicht nur Palmen und Farnbäume, sondern selbst dicotyle Holzgewächse, so z. B. *Cespedesia Bonplandi* Gandot. (Ochnacee).[1] Im großen Ganzen betrachtet ist in den Tropen die Zweigordnungszahl der Holzgewächse eine sehr kleine (= 1 oder 2 bis 3), und nur verhältnismäßig selten kommen höhere

[1] Lichtgenuss, S. 677.

Zweigordnungszahlen vor. Im subtropischen Gebiete hebt sich bereits die Zweigordnungszahl; selbst manche Palmen sind hier verzweigt *(Hyphaene thebaica)*, und es werden hier (an Dicotylen und Coniferen) sehr häufig zwei bis vier Zweigordnungen beobachtet, selten ist die Zweigordnungszahl größer (*Albizzia Lebbek* 5 bis 6, *Acacia nilotica* 6 bis 8). Die höchsten Zweigordnungszahlen kommen nach bisherigen Beobachtungen am häufigsten in der gemäßigten Zone vor (selten 3 bis 4, meist 5 bis 8).

Die eben mitgetheilten Erfahrungen beziehen sich nicht nur auf die Holzvegetation im allgemeinen, sondern scheinen auch für die einzelnen Species Geltung zu haben. Damit will ich sagen, dass wenn eine bestimmte Form eines Holzgewächses in verschiedenen Breiten vorkommt, die Zweigordnungszahl sich im Sinne der allgemeinen Regel ändert, welche aber nach meinen bisher veröffentlichten Untersuchungen nur für die tropische, subtropische und gemäßigte Zone Geltung hat.

Einigermaßen werden die hier aufgestellten Regeln der Zweigordnungszahlen verständlich. Wir verstehen, dass die Ausbildung sehr großer Blätter (Palmen, Baumfarne) sich nur mit Unverzweigtheit oder mit sehr niederen Zweigordnungszahlen verträgt, dass es nur unter den fortwährend andauernden günstigen Vegetationsbedingungen möglich ist, dass das ganze Leben des Baumes an eine einzige Knospe (Terminalknospe) geknüpft ist. Ebenso begreifen wir, dass das ausdauernde Laub der Tropenbäume die Entwickelung der Axillarknospen sehr einschränkt[1] und dass eine höhere Zweigordnungszahl in der Regel für derartige Gewächse mit Rücksicht auf ihren Lichtbedarf nicht erforderlich ist. Dass die in unseren Gegenden fast regelmäßige jährliche Entlaubung der Holzgewächse, welche zur Zeit der Knospenentfaltung das Einstrahlen von relativ sehr viel Licht in die Baumkrone möglich macht, die Zweigordnungszahl erhöhen muss, liegt auf der Hand und die im Vergleiche zu der tropischen durchschnittliche Kleinblättrigkeit unserer Holzgewächse begünstigt gleichfalls die Erhöhung der Zweigordnungszahl. Manches bleibt rücksichtlich des Zustandekommens der Zweigordnungszahlen freilich noch räthselhaft,

[1] Lichtgenuss, S. 670 und 685.

und es ist noch nicht aufgeklärt, warum alljährlich sich belaubende Baumarten im subtropischen Gebiete kleinere Zweigordnungszahlen aufweisen als bei uns.

Wenn nun auch die Beziehungen der Zweigordnungszahlen der Holzgewächse zur geographischen Verbreitung noch nicht allseits erklärt sind: an der Thatsache lässt sich nicht zweifeln, dass die niedrigsten Zweigordnungszahlen im tropischen, die höchsten in der gemäßigten Zone zu beobachten sind und niedere Zweigordnungszahlen in den Tropen, hohe bei uns die Regel bilden.

Soweit meine bisher veröffentlichten Untersuchungen.

Die Fortsetzung dieser meiner Studien im arktischen Gebiete hat zu dem Resultate geführt, dass im hohen Norden die Zweigordnungszahlen der Holzgewächse abnehmen und an den arktischen Vegetationsgrenzen ihr Minimum erreichen.

Am deutlichsten treten diese Verhältnisse an Holzgewächsen hervor, welche bis zu extremen Vegetationsgebieten vordringen oder eine sehr weite Verbreitung aufweisen. Ein sehr lehrreiches Beispiel bietet *Betula nana* dar. Ich beobachtete sie in der Adventbai, und hier ist sie eigentlich das einzige Holzgewächs, welches noch durch seine Sprossentwickelung an normale Sträucher erinnert. Ich habe diese Pflanze dort nie anders als mit an dem Boden völlig angeschmiegten Sprossen gesehen.[1] Die Verzweigung ist an der dortigen Pflanze die denkbar einfachste, es bildet sich nämlich nur eine Zweigordnung aus, wobei natürlich wie immer von den Kurzsprossen abgesehen wird. Wie schon oben erwähnt wurde, stehen die Blätter an diesen Sprossen nahezu horizontal, so dass sie angenähert das stärkste diffuse Licht des Standortes empfangen. In Tromsö hat die Pflanze bereits einen höheren Wuchs. Sie liegt nur zum Theile am Boden, strebt empor und bildet häufig zwei, ja sogar auch drei Zweigordnungen aus. Weiter südlich

[1] O. Ekstam, Beiträge zur Kenntnis der Gefäßpflanzen Spitzbergens, in Tromsö Museums Aarshefter 20 (1898), p. 69 hat in der Adventbai die liegende Form der *Betula nana* gesehen, bemerkt aber, dass er dort auch aufrechte Exemplare dieser Birke beobachtet hat. Aus seiner Angabe ist aber nicht ersichtlich, welchen Verzweigungsgrad diese aufrechten Zwergbirken aufwiesen.

hatte ich nicht mehr Gelegenheit, diese Pflanze im wilden Zustande zu sehen. Im botanischen Garten zu Christiania sah ich meterhohe aufrechte Exemplare, welche zwei bis drei, ja sogar vier Zweigordnungen ausbildeten. In unseren Alpen beobachtete ich an *Betula nana* zwei bis drei Zweigordnungen. Durch Zufall sah ich auch die norwegische Bergform dieser Pflanze, allerdings nur in wenigen Exemplaren, aber mit klar ausgesprochenen drei bis vier Zweigordnungen.[1]

Sehr instructiv waren auch die Verzweigungsverhältnisse von *Sorbus aucuparia*, welche bis Hammerfest hinaufreicht. Ich sah dort aber nur cultivierte Exemplare. Die Bäumchen erreichen in Hammerfest nur eine Höhe von 1·5 bis 2·5 *m*. Mehr als zwei Zweigordnungen werden nicht gebildet, aber Regel ist es, dass nur eine Zweigordnung ausgebildet wird, welche aber noch Kurztriebe trägt. In Tromsö sah ich schon schöne Bäumchen von *Sorbus aucuparia* mit zwei bis vier Zweigordnungen. Drei Zweigordnungen sah ich weitaus am häufigsten. In gutem Gartengrunde und frei exponiert fand ich dort einen pyramidenförmig gestalteten Baum, welcher vier und theilweise sogar fünf Zweigordnungen aufwies. Ich habe die Verzweigung dieses Baumes auf meiner Rückreise an verschiedenen Punkten Scandinaviens beobachtet und in den wärmeren Theilen von Schweden und Norwegen an gut entwickelten Bäumen durchaus höhere Zweigordnungszahlen beobachtet. So in Hamar vier bis sechs, vereinzelt sieben, in Gotenburg häufig bis sieben Zweigordnungen.

Betula pubescens kommt im Norden so häufig vor, mehrfach variierend und auch bastardierend, so dass man sich nicht wundern darf, dass bei dieser Pflanze sich selbst auf dem gleichen Standorte eine gewisse Variation auch bezüglich der Verzweigung einstellt. In dem kleinen, oft genannten, aus *Betula pubescens* bestehenden Bergwäldchen in Hammerfest haben die Bäumchen eine Höhe bis beiläufig 4 *m* und einen Kronendurchmesser von 0·5 bis 2 *m*. Die Äste sind vielfach verletzt,

[1] Als ich auf der Rückfahrt vom hohen Norden Herrn Prof. Mohn in Christiania besuchte, kam seine Frau Gemahlin gerade von einer Bergtour zurück und da fand ich unter ihren von Fillefjord (circa 1000 *m* hoch, bei Nystuen) mitgebrachten Pflanzen die oben erwähnten Exemplare der *Betula nana*.

so dass die Bestimmung der normalen Zweigordnungszahl nicht mit Sicherheit ausgeführt werden kann. Wo sich diese Zahl genauer ermitteln lässt, überschreitet sie gewöhnlich nicht den Wert 3, doch habe ich vereinzelt auch vier Zweigordnungszahlen beobachtet. In Tromsö habe ich an dieser Baumart zahlreiche Zählungen vorgenommen und fand meist die Werte 4 bis 5, vereinzelt wohl auch 3, in Drontheim gleichfalls 4 bis 5, doch auch 3 und bereits auch 6. Im südlichen Norwegen und Schweden beobachtete ich gleichfalls die Werte 3 bis 6. Der Unterschied in der Zweigordnungszahl bei *Betula pubescens*, vom Süden Skandinaviens bis zur nördlichen Grenze, ist also ein geringer. Nehme ich aber die Mittel aus den von mir dort vorgenommenen Zählungen, so ergibt sich doch eine Abnahme der Zweigordnungszahl in der Richtung von Süd nach Nord.

Zweigordnungszahlen der *Betula verrucosa* habe ich gelegentlich in Norwegen aufgezeichnet. Ich ersehe aus diesen meinen Aufzeichnungen, dass dieselben häufig 3 bis 5 betragen und den Wert 6 nicht überschreiten. Nach meinen früher in Nieder- und Oberösterreich vorgenommenen Zählungen gieng hier die Zweigordnungszahl (sowohl in der Thal-, als Bergregion) bis 7. Einige Beobachtungen, welche ich in Meran (Südtirol) über die Zweigordnungszahl dieser Birke anstellte, lassen annehmen, dass hier wieder niedere Zweigordnungszahlen (4 bis 5) die Regel bilden.

Sehr instructiv ist das Verhalten von *Populus pyramidalis*, wenn man die Zweigordnungszahlen dieses Baumes vom subtropischen Gebiete bis in den Süden Skandinaviens verfolgt. In Cairo weist dieser Baum drei bis vier Zweigordnungen auf,[1] in Mitteleuropa gewöhnlich bis sechs, doch sollen auch sieben beobachtet worden sein.[2] In Gothenburg zählte ich vier bis fünf Zweigordnungen, in Stockholm und Upsala drei bis fünf, auch wohl nur drei bis vier. Die Heimat der Pyramidenpappel ist nicht ermittelt. Es wird als wahrscheinlich angegeben, dass dieser Baum in Italien und der Krim wild wachse, aber auch

[1] Lichtgenuss, S. 680. Nach Beobachtungen, welche Herr Prof. Sickenberger in Cairo auf meine Bitte anstellte.

[2] Lichtgenuss, S. 681. Nach Zählungen, welche N. J. C. Müller vornahm.

der Himalaya wird als Heimat angegeben.[1] Das Verhalten der Pyramidenpappel rücksichtlich der Verzweigung ist durch meine Daten nicht erschöpft; doch scheint aus den angeführten Beobachtungen hervorzugehen, dass — bei geringer oder nicht bedeutender Seehöhe — von der subtropischen Zone an bis zu mittleren Breiten die Verzweigungszahl zunimmt und von hier nach höheren Breiten wieder abnimmt, was ja mit den anderweitigen Beobachtungen über die Verzweigung der Holzgewächse im Einklange stehen würde.

Ich habe noch an mehreren anderen Holzgewächsen, welche bis in den hohen Norden vordringen oder durch Cultur fortgebracht werden können, die Zweigordnungszahlen ermittelt und eine durchschnittliche Abnahme der Werte bei Zunahme der geographischen Breite gefunden.

Manche Abweichung erklärt sich vielleicht aus unzureichender Zahl der Beobachtungen. So zählte ich in Gothenburg an *Populus balsamea* bis fünf, in Drontheim drei bis vier, selten fünf, in Tromsö, wo ich nur einen einzigen, aber recht stattlichen, wenn auch nicht dichtbelaubten Baum prüfte, fünf bis sechs Zweigordnungen.

Aus meinen Aufzeichnungen theile ich noch folgende Daten mit. In Tromsö sah ich eine kleine, etwa meterhohe Sommerlinde — die Species konnte nicht ermittelt werden —, welche nur zwei Zweigordnungen ausbildete. Wie eine genaue Beobachtung lehrte, muss sich diese kleine Linde schon mehrere Jahre hindurch auf dieser Verzweigungsstufe erhalten haben. An mehreren *Salix*-Arten beobachtete ich in Tromsö sehr hohe Ordnungszahlen: bei *S. pentandra* bis acht, bei *S. Caprea* und *nigricans* bis sieben Zweigordnungszahlen. Dieselbe Zweigordnungszahl erreicht in Tromsö auch *Alnus incana*, welche hier ziemlich stattliche Bäume bildet.[2] Ich hatte leider nicht

[1] Hempel und Wilhelm, Die Bäume und Sträucher des Waldes, Bd. II (1899), S. 131.

[2] Ich war überrascht von der Höhe, welche manche Bäume in Tromsö erreichen. Herr Dr. Sparre Schneider, Custos am Tromsöer Museum, hat mir einige Photographien von in Tromsö stehenden Bäumen überlassen, welche eine beiläufige Schätzung der Baumhöhe zulie߀en (*Alnus incana* circa 6 *m*. *Betula odorata* 12 *m*, *Salix nigricans* 5 *m*, *Salix nigricans* 9 *m*, *Pinus silvestris* 4·5 *m*).

Gelegenheit, diese Baumarten nordwärts über Tromsö hinaus zu beobachten, konnte also nicht constatieren, ob auch bei ihnen die Zweigordnungszahl mit Zunahme der geographischen Breite abnimmt, was mir aber doch im höchsten Grade wahrscheinlich vorkommt.

Aus meinen bisher angestellten Beobachtungen über das Verhältnis der Zweigordnungszahlen zur geographischen Breite des Standortes geht bestimmt hervor, dass das Minimum der Zweigordnungen (= 0 oder = 1) bei tropischen und hocharktischen Holzgewächsen zu beobachten ist, und es ist auch nicht zu verkennen, dass — im großen Ganzen betrachtet — das Maximum der Zweigordnungszahlen in mittlere Breiten fällt.

Selbstverständlich kommt das äquatoriale Minimum auf eine andere Weise als das polare zustande. Im tropischen Gebiete kann infolge der günstigen Vegetationsbedingungen die ganze Entwickelung selbst eines baumartigen Gewächses durch eine einzige Knospe vermittelt werden und ist dann die Verzweigung ausgeschlossen. Diese günstigen Vegetationsbedingungen lassen aber die Ausbildung von sehr großen Blättern zu, welche selbstverständlich der Verzweigung eine enge Grenze setzen. Im polaren Gebiete und insbesondere an den polaren Grenzen der Vegetation muss das schwache Licht auf das äußerste ausgenützt werden, die Blätter vertragen keine oder doch nur eine sehr geringe Überschattung, was nur bei einer niedrigen Verzweigungszahl erreichbar ist. Ein höherer Grad der Verzweigung ist hier nur bei Schmal- und Armblättrigkeit möglich. Auch in den Tropen treten höhere Zweigordnungszahlen nur bei arm- und klein- oder schmalblätterigen Holzgewächsen auf. Doch sind Gewächse mit höheren Zweigordnungszahlen hier wie im arktischen Gebiete nur als Ausnahmsfälle zu betrachten.

Nach einigen hier angestellten Beobachtungen *(Populus pyramidalis, Betula verucosa)* scheinen Bäume von weiter meridionaler Erstreckung ihres Verbreitungsbezirkes sich rücksichtlich der Verzweigung so zu verhalten, dass sie gegen die

äquatoriale Grenze ihres Verbreitungsbezirkes niedere Verzweigungszahlen aufweisen, dass die Verzweigung weiter nach Norden zunimmt und an der polaren Grenze wieder auf ein Minimum sinkt. Es schiene mir wertvoll, diese Verhältnisse der Verzweigung weiter zu verfolgen.

Vorausgesetzt, dass der Zusammenhang zwischen geographischer Breite und der Verzweigungszahl eines bestimmten Holzgewächses im Sinne der vorgeführten Beobachtungen wirklich zutreffen würde, so ständen der Erklärung dieses Zusammenhanges mancherlei Schwierigkeiten gegenüber. Die Abnahme der Verzweigung mit Zunahme der geographischen Breite hängt offenbar mit dem gegen die Pole hin zunehmenden Lichtbedürfnisse der Pflanze zusammen. Warum aber mit zunehmender Lichtstärke, nämlich gegen die äquatoriale Verbreitungsgrenze zu, die Zweigordnungszahl wieder abnimmt, ist schwerer zu begreifen. Am einleuchtendsten erscheint die Annahme, dass die zunehmende Lichtstärke nur bis zu einer bestimmten Grenze förderlich auf die betreffende Pflanze einwirkt, über diese Grenze hinaus aber bereits störend auf ihr Wachsthum oder auf ihr Gesammtbefinden einwirkt, was in einer verringerten Zweig- und Laubbildung zum Ausdrucke zu kommen scheint.

VII. Der Lichtgenuss der arktischen Holzgewächse.

Am eingehendsten habe ich mich mit dem Lichtgenusse der im Norden vorkommenden Birken: *Betula nana*, *B. pubescens* und *B. verrucosa* beschäftigt.

Betula nana sah ich in der Adventbai nie anders als liegend, in einfachster Verzweigung (siehe oben S. 420); ich sah sie nur auf völlig frei exponierten Stellen, und da die Blätter angenähert horizontal lagen, so war der Lichtgenuss, soviel ich zu beobachten Gelegenheit hatte, stets nahezu = 1.[1]

---

[1] Es ist nicht unmöglich, dass der Lichtgenuss von *Betula nana* in der Adventbai merklich unter 1 sinken kann. Es sagt nämlich Ekstam (l. c.), dass er diese Pflanze dort nicht nur frei exponiert, sondern in hohen (aufgerichteten) Exemplaren in einem das Adventbaithal etwa 20 *km* überquerenden Thale an geschützten Stellen beobachtet habe. Hier mag der Lichtgenuss auch

In Trollfjord war aber schon eine merkliche Abweichung vom Maximum des Lichtgenusses zu bemerken, welche nach den wenigen von mir vorgenommenen Messungen bis $^1/_{1 \cdot 3}$ und $^1/_{1 \cdot 4}$ sank, so dass also in diesem Gebiete der Lichtgenuss $= 1 - {}^1/_{1 \cdot 4}$ gesetzt werden kann.

In Tromsö bildet *Betula nana* schon kräftigere Sträucher mit aufstrebenden Stämmchen und Ästen, verzweigt sich bereits reichlicher als in Spitzbergen, und nach meinen Bestimmungen beträgt dort der Lichtgenuss $1 - {}^1/_{2 \cdot 2}$.

Größer und reichlicher verzweigt (siehe oben S. 421) sah ich *Betula nana* im botanischen Garten zu Christiania. Meine dort vorgenommenen Bestimmungen ergaben als Minimum des Lichtgenusses $^1/_{3 \cdot 4}$.

An *Betula nana*, welche bis an die arktische Vegetationsgrenze heranreicht, ist klar zu erkennen, dass mit zunehmender geographischer Breite (bei gleicher Seehöhe) der Lichtgenuss, genauer gesagt das Minimum des Lichtgenusses, zunimmt.

Betula pubescens reicht selbst als Baum hoch in den Norden hinauf; ich erinnere hier nochmals an das Birkenwäldchen, welches auf einer Anhöhe bei Hammerfest (70° 39′) die eintönige Vegetation sehr anmuthig unterbricht. Die dort stehenden Bäumchen (siehe oben S. 421) haben eine armblätterige Krone und besitzen zumeist aufstrebende Äste. Die Blätter streben gleichfalls zumeist aufwärts, richten sich also gewöhnlich nach dem Vorderlichte und wenden nicht selten die morphologische Unterseite starkem Lichte zu. Nur in der Mitte der Krone nähern sie sich der horizontalen Lage. Die Mehrzahl der Blätter sucht starkes sonniges Licht, und nur verhältnismäßig wenige richten sich nach dem Oberlichte. Die Blätter dieser Bäumchen sind panphotometrisch; selbst die innersten Blätter der Krone können nicht als euphotometrisch bezeichnet werden, da sie nie die horizontale Lage gewinnen. Das gemischte Sonnenlicht ist innerhalb der Krone bei klarem

---

auf jenes Minimum hinabgegangen sein, welches ich im Trollfjord beobachtete. Es liegen aber die erforderlichen Lichtmessungen nicht vor, so dass sich Genaueres hierüber noch nicht sagen lässt.

Himmel, unbedeckter Sonne und einem Sonnenstande von beiläufig 30° auf $^1/_3$ bis $^1/_{2 \cdot 5}$ reduciert, das Minimum des Lichtgenusses sinkt hier bis auf $^1/_4$ oder sogar bis auf $^1/_5$.

Weiter südlich wird *Betula pubescens* laubreich. Wo *B. verrucosa* ihre Nordgrenze erreicht und mit *B. pubescens* gemeinschaftlich vorkommt, sind diese beiden Bäume schon an dem Dichtigkeitsgrad der Belaubung zu unterscheiden: erstere ist dicht, letztere auffällig schütter belaubt. *Betula verrucosa* wird an der Nordgrenze ihres Vorkommens (etwa am 66. Grad N. B. in Scandinavien) schon so armlaubig wie *pubescens* an ihrer Nordgrenze. *B. verrucosa* wird früh hängend und richtet ihr Laub dann zum großen Theile nach dem Vorderlichte, viel später wird *B. pubescens* hängend, und es nimmt bei älteren Bäumen stets ein großer Theil des Laubes bereits den euphotometrischen Charakter an.

Nach zahlreichen von mir angestellten Beobachtungen sinkt in Tromsö der Lichtgenuss der *Betula pubescens* bis auf $^1/_9$, sogar auf $^1/_{10}$, in Drontheim auf $^1/_6$ bis $^1/_8$, in Bergen auf $^1/_{10}$ bis $^1/_{12}$. Ganz genau nehmen die Minima, wie die angeführten Beobachtungen lehren, mit der geographischen Breite nicht ab; aber im großen Ganzen ist doch unverkennbar, dass auch dieser Baum sich dem Gesetze unterordnet, dass mit dem Vorrücken gegen die arktische Verbreitungsgrenze der Lichtgenuss zunimmt. Die beobachteten Abweichungen, dass nämlich in Tromsö ein kleineres Minimum als in Drontheim gefunden wurde, mag wohl in der starken Variation dieser Baumart und in seiner Neigung zu Bastardungen mit anderen *Betula*-Arten begründet sein.

Betula verrucosa betreffend habe ich nur an einigen Bäumen in Drontheim Bestimmungen des Lichtgenusses angestellt; das Minimum wurde $^1/_4$ bis $^1/_6$ gefunden, während es in Niederösterreich bis auf $^1/_9$ sinkt. Auch hier ist auffällig, dass der Lichtgenuss mit der geographischen Breite wächst.

Sorbus aucuparia beobachtete ich in Hammerfest und in Tromsö. An ersterem Orte sank der Lichtgenuss von 1 kaum merklich oder aber bis $^1/_{1 \cdot 4}$; in Tromsö sank er aber an verschiedenen Bäumen in verschiedenem Grade von 1 auf $^1/_3$, $^1/_5$, sogar bis $^1/_8$. Wenn auf gutem Boden in freier Exposition die

Belaubung dichter wurde, stellten sich die Blätter der pyramidenförmig gestalteten Krone im Inneren horizontal, außen fast vertical.

Acer platanoides, welches um Wien einen Lichtgenuss von 1 bis $^1/_{55}$ aufweist,[1] hat im Norden ein viel niedriger gelegenes Minimum. In Drontheim fand ich dasselbe $= ^1/_{28}$ weiter südlich, in Hamar $^1/_{37}$; aber in Tromsö erhielt sich dieser Ahorn als kleines kränkelndes Bäumchen nur bei einem unter $^1/_5$ gelegenen Lichtgenusse.

Während *Acer platanoides* in Drontheim als ein ziemlich schattenreicher Baum auftritt, sah ich dort auf gleicher Localität den Bergahorn *(Acer pseudoplatanus)* nur mit sehr schütterem Laube. Das dort an diesem Baume festgestellte Lichtminimum betrug $^1/_8$.

Ich habe in Skandinavien noch mehrere andere Bäume und Sträucher auf ihren Lichtgenuss geprüft; es wurde aber durch den Vergleich stets nur das aus obigen Daten hervorgehende Gesetz bestätigt gefunden, dass der Lichtgenuss der Holzgewächse mit zunehmender geographischer Breite zunimmt, indem die Minima des Lichtgenusses immer höhere Werte erreichen und bei einigen Holzarten *(Betula nana*, *Sorbus aucuparia)* der Lichtgenuss constant und angenähert maximal wird.

Dass der Habitus der Holzgewächse mit ihrem Lichtgenusse im innigsten Zusammenhange steht, ist selbstverständlich, und einige diesbezügliche einfache Fälle sind oben erörtert worden. Dieser Zusammenhang ist oft compliciert und schwer zu erläutern. Ich möchte hier nur an einem lehrreichen Beispiele zeigen, dass selbst eine und dieselbe Wuchsform sehr verschiedenem Lichtbedarfe zweckmäßig angepasst erscheint. Ich meine die Pyramidenform der Holzgewächse.

Der bekannteste Pyramidenbaum ist die Cypresse, welche in Italien selbst bei freier Exposition herrlich gedeiht, aber in normalem Zustande noch ins subtropische Gebiet hinabreicht. Es ist ein Baum, welcher in warmen, ja heißen Gebieten auftritt, wo er der Wirkung hochstehender Sonne ausgesetzt ist.

---

[1] Lichtgenuss, S. 657.

Ich habe in Skandinavien mehrfach die Beobachtung gemacht, dass Bäume, welche bei uns ihre Krone abrunden, dort nicht selten pyramidenförmig werden. Einen solchen Fall habe ich schon früher angeführt: *Sorbus aucuparia* in Tromsö. Die Fichte, welche indes ja in der Regel zur Pyramidenform neigt, nimmt im Norden oft einen fast cypressenartigen Wuchs an. Solche cypressenartige Fichten sah ich auf der Reise von Drontheim nach Hamar. In demselben Gebiete beobachtete ich auch pyramidenförmig gestaltete Föhren (*Pinus silvestris*). Silberpappeln in Pyramidenform sah ich auf der Reise von Christiania nach Stockholm an verschiedenen Punkten, so auch auf der Fahrt von Upsala nach Hammarby[1] und später auch noch weiter südlich in Schweden (Falkenberg 56° 55′ N. B.).

In welchem Verhältnisse die Pyramidenbäume zur Beleuchtung stehen, geht aus folgender Betrachtung hervor. Nimmt man zunächst bloß auf das diffuse Licht Rücksicht, so ist es klar, dass ein Baum, welcher sich pyramidenförmig aufbaut, sich immer mehr von dem Zenithlichte emancipiert und vom Vorderlichte abhängig macht. Das (diffuse) Zenithlicht ist stets beträchtlich intensiver als das (diffuse) Vorderlicht.

Das Intensitätsverhältnis von Ober- und Vorderlicht ist von der Sonnenhöhe, aber auch von Zuständen der Atmosphäre abhängig. Es liegen über dieses Verhältnis leider nur sehr wenige Beobachtungen vor. Ich irre wohl kaum, wenn ich sage, dass meine Beobachtungen die einzigen sind, welche in dieser Richtung angestellt wurden.[2] In der Adventbai kann das (mittlere) Vorderlicht zum Oberlichte sich im extremsten (beobachteten Falle) wie 1 : 1·5 verhalten, aber auch manchmal schon wie 1 : 2 und sogar etwas darüber. Im nördlichen Norwegen steigert sich schon das Oberlicht im Vergleiche zum Vorderlichte und ist bereits häufig doppelt so stark (im Sommer). In Wien ist an sonnigen Tagen des Mai das Zenithlicht viermal so stark als das Vorderlicht. In der subtropischen

[1] Dem einstigen Sommersitze Linnés, welcher von der schwedischen Regierung in jenem Zustande erhalten wird, wie zu Lebzeiten des großen Naturforschers.

[2] Arkt. Photochemisches Klima, S. 13 ff.

Zone wird das Zenithlicht gewiss noch beträchtlich mehr an Stärke das Vorderlicht überragen; es liegen aber hierüber keine Beobachtungen vor. Immerhin kann man aber schon jetzt erkennen, wie sehr sich ein pyramidenförmig gebauter Baum rücksichtlich des Genusses diffusen Lichtes einschränkt. Aber es ist kaum anzunehmen, dass Pflanzen, welche bei freier Exposition gedeihen, selbst durch das stärkste diffuse Licht geschädigt werden können. Einen Schutz vor zu starker Wirkung des diffusen Lichtes wird man in der Pyramidenform also nicht erblicken dürfen. Es emancipiert sich der Baum nur deshalb vom diffusen Zenithlichte, weil mit seiner Höhenzunahme das Zenithlicht innerhalb der Baumkrone zu schwach wird, um dem Baume Nutzen zu bieten. Durch die Höhenzunahme wird das in die Krone einfallende Vorderlicht fast gar nicht geschwächt, und dieses Vorderlicht ist es, welches sich der Baum zunutze macht. Dass dem Pyramidenbaume trotz seines immer höheren und höheren Aufbaues das Vorderlicht vortheilhaft bleibt, ist wohl klar, wenn man überlegt, dass mit der Höhenzunahme eines solchen Baumes der Querschnitt seiner Krone nur sehr wenig zunimmt.

Es ist nun weiter zu untersuchen, wie sich der Pyramidenbaum dem Sonnenlichte gegenüber verhält. Bei niederem Sonnenstande wird der Pyramidenbaum viel, bei hohem Sonnenstande wenig vom Sonnenlichte genießen, denn die Strahlen der niedrigstehenden Sonne werden das Laub unter sogenannten »guten« Winkeln treffen, die Strahlen der hochstehenden Sonne aber unter sehr spitzen. Hieraus ergibt sich, dass die Pyramidenform sowohl für den nordischen, als für den subtropischen Baum vortheilhaft ist. Der nordische Pyramidenbaum ist auf niedere Sonnenstände angewiesen, die Strahlen der Sonne werden von diesem Baume infolge seiner Gestalt möglichst ausgenützt. Der subtropische Pyramidenbaum ist gerade wieder durch seine Gestalt vor der allzu starken Wirkung des Sonnenlichtes geschützt.

Die Vortheile, welche der Pyramidenbaum durch seine Gestalt und die Art seiner Laubausbildung rücksichtlich der Beleuchtung erfährt, liegen somit klar vor: das Sonnenlicht der niedrigstehenden Sonne

kommt ihm zugute, und die durch hohen Sonnenstand bedingte Strahlung wird ihm nicht gefährlich; mit dem Höhenwuchs emancipiert er sich von dem immer mehr und mehr geschwächt in seine Krone dringenden Zenithlichte und macht sich fortwährend das ihm trotz Höhenwuchs in annähernd gleichem Maße förderliche Vorderlicht zunutze. Der Pyramidenbaum erscheint somit sowohl den Beleuchtungsverhältnissen des nördlichen als des südlichen Klimas angepasst.

VIII. Über den absoluten Lichtgenuss der arktischen Gewächse.

Bisher wurde in dieser Abhandlung der Lichtgenuss der Pflanzen bloß durch das Verhältnis der Gesammtintensität des Tageslichtes zu der am Pflanzenstandorte herrschenden Lichtstärke ausgedrückt. Es wurde also nur der relative Lichtgenuss ermittelt, was für die bis dahin verfolgten Zwecke auch ausreichte.

Nun soll weiter untersucht werden, ob mit der Zunahme der geographischen Breite nicht nur, wie dies für alle diesbezüglich untersuchten Pflanzen constatiert wurde, der relative Lichtgenuss steigt, sondern der Lichtgenuss sich auch gesteigert darstellt, wenn die chemischen Lichtstärken durch ein einheitliches Maß gemessen werden. Wie bei meinen früheren, den Lichtgenuss der Pflanzen betreffenden Untersuchungen benütze ich zu diesem Zwecke die Bunsen-Roscoe'sche Einheit.

Wenn ich die in dieser Einheit ausgedrückten Zahlenwerte zum Unterschiede von den bisherigen Relativwerten als absoluten Lichtgenuss bezeichne, so werde ich wohl nicht missverstanden werden, besonders wenn ich an die Auseinandersetzungen erinnere, welche ich bei früherer Gelegenheit über die verschiedenen Methoden der Lichtintensitätsbestimmungen vorbrachte.

Als relativer Lichtgenuss von *Betula nana* wurde für die Adventbai der Wert $\doteq 1$, für den Trollfjord 1 bis $^1/_{1\cdot4}$, für Tromsö 1 bis $^1/_{2\cdot2}$, für Christiania 1 bis $^1/_{3\cdot4}$ gefunden. Diese Werte wurden aber aus directen Bestimmungen der Lichtstärke des gesammten Tageslichtes, beziehungsweise der Lichtstärke

am Pflanzenstandorte abgeleitet. Die größte Lichtstärke, welche ich in der Adventbai ermittelte (am 10. August, $12^h 30^m$ p. bei $B_6 S_4$[1]), betrug 0·564. Da hier der Lichtgenuss von *Betula nana* stets nahezu gleich 1 gefunden wurde, so beziffert dieser Wert gleichzeitig nahezu den damals beobachteten Lichtgenuss. Hingegen betrug die größte von mir in Tromsö beobachtete chemische Intensität des gesammten Tageslichtes (am 22. August, $1^h 30^m$ p. bei $B_0 S_4$) 0·588. Zu dieser Zeit empfieng *Betula nana* eine Lichtstärke gleich 0·588, es sank aber hier der Lichtgenuss bereits auf 0·267. Einige Tage später beobachtete ich *Betula nana* im botanischen Garten von Christiania bei nahezu derselben Stärke des gesammten Tageslichtes, nämlich bei 0·602. Die völlig frei exponierten Blätter des Strauches waren dieser Lichtstärke ausgesetzt, aber die Blätter desselben Strauches standen auch noch unter einem Lichtgenusse, welcher nur $^1/_{3 \cdot 4}$ dieses Wertes ausmachte, nämlich bei einer Lichtstärke von 0·177.

Schon diese Beispiele lassen annehmen, dass auch die absolute Lichtstärke, bei welcher *Betula nana* noch gedeiht, mit der geographischen Breite wächst.

Alle anderen von mir ermittelten Werte über den absoluten Lichtgenuss von *Betula nana* haben gleichsinnige Resultate ergeben.

Die Einzelnbeobachtungen lassen sich am übersichtlichsten zusammenfassen, wenn man den absoluten Lichtgenuss auf die größte Lichtstärke des Beobachtungsortes umrechnet, also auf die am 21. Juni mittags dort herrschende Lichtintensität, klaren Himmel vorausgesetzt. Die größte Lichtstärke von Adventbai, Tromsö und Christiania wurde direct nicht ermittelt, aber aus den bisher vorliegenden Beobachtungen lässt sich dieselbe approximativ berechnen.

In nachstehender Tabelle sind die für den 21. Juni, 12^h m., approximativ berechneten Werte rücksichtlich der Orte Christiania, Tromsö und Adventbai zusammengestellt und wurden die Werte des Lichtgenusses von *Betula nana* beigesetzt.

---

[1] Arkt. photochem. Klima, S. 4.

	Lichtstärke am 21. Juni, 12^h m., bei klarem Himmel	Relativer Lichtgenuss	Absoluter Lichtgenuss
Christiania.	1·150	$1-{}^{1}/_{3\cdot4}$	1·150—0·338
Tromsö	0·850	$1-{}^{1}/_{2\cdot2}$	0·850—0·386
Adventbai	0·750	≐ 1	≐ 0·750

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, dass *Betula nana* mit zunehmender Breite bei freier Exposition einer verminderten maximalen Lichtstärke ausgesetzt ist; dass aber — und dies scheint mir das Entscheidende rücksichtlich der Beziehungen der Pflanze zum Lichte — die zur Existenz der Pflanze erforderliche Lichtstärke desto mehr zunimmt, je mehr sich die Pflanze ihrer polaren Grenze nähert. *Betula nana* benöthigt zu ihrer Existenz an der polaren Grenze ihres Verbreitungsbezirkes nahezu das ganze Licht des Standortes; an südlicheren Standorten empfängt sie eine über das zu ihrer Existenz erforderliche Minimum hinausgehende Lichtmenge, welche — wahrscheinlich nur bis zu einer bestimmten Grenze — zum Gedeihen der Pflanze beiträgt, was sich in reichlicher Verzweigung und stärkerer Belaubung ausdrückt.

Aus den angeführten Zahlenwerten ergibt sich aber noch eine andere, wie mir scheint, in pflanzengeographischer Beziehung nicht unwichtige Folgerung. Es steigt nämlich der für die Existenz der Pflanze erforderliche untere Grenzwert des Lichtgenusses gegen die Nordgrenze des Verbreitungsbezirkes nicht langsam und allmählich, sondern rapid.

Beachtet man nämlich die zur Existenz von *Betula nana* erforderliche Lichtstärke (unterer Grenzwert des Lichtgenusses; beispielsweise für Christiania 0·338), so sieht man, dass dieselbe für Christiania (59° 55′ N. B.; größte Mittagssonnenhöhe 53° 32′) 0·338 beträgt. In Tromsö (69° 38′ N. B.; größte Mittagssonnenhöhe 43° 49′) steigt dieser untere Grenzwert bloß auf 0·336. Aber in der Adventbai (78° 12′ N. B.; größte Mittagssonnenhöhe 35° 15′), wo es rücksichtlich *Betula nana* keinen unteren Grenzwert des Lichtgenusses mehr gibt, die Pflanze also keine Einschränkung des Lichtgenusses verträgt und sie

an der nördlichen Grenze ihrer Verbreitung angelangt ist, steigt die zur Existenz der Pflanze erforderliche Lichtstärke im Vergleiche zu dem nur etwa 9° südlicher gelegenen Tromsö bereits nahezu auf das Doppelte, nämlich auf beiläufig 0·75.

Noch auffälliger sind diese Verhältnisse bei *Sorbus aucuparia*, welches an seinem nördlichsten Standorte, in Hammerfest (70° 40′ N. B.; größte Mittagssonnenhöhe 42° 47′), am hellsten Tage der Vegetationsperiode ein höchstes Lichtminimum (= unterer Grenzwert des Lichtgenusses) von beiläufig 0·6 empfängt. Aber schon in Tromsö sinkt dieses Minimum plötzlich auf die Hälfte, ja im extremsten Falle auf ein Viertel dieses Wertes (0·15). Weiter südlich sinken die höchsten Lichtminima dieses Baumes nur in geringem Grade. Beispielsweise beobachtete ich in Gothenburg, welches bereits etwa 12° südlicher liegt, an *Sorbus aucuparia* einen Lichtgenuss von 1 bis $^1/_{15}$ (in Tromsö von 1 bis $^1/_8$; gewöhnlich aber bloß 1 bis $^1/_5$), was einem höchsten Lichtminimum von 0·09 entsprechen würde.

Gegen die nördliche Verbreitungsgrenze der Bäume zu steigen also die höchsten Minima des Lichtgenusses, d. i. die zur Existenz der Baumart erforderlichen, nicht weiter unterschreitbaren Lichtstärken rapid, woraus zu ersehen ist, welchen Kampf die Pflanze an ihrer nördlichsten Verbreitungsgrenze zu führen hat. Selbst eine kleine Einschränkung des Lichtgenusses wird ihr hier gefährlich, während derselben Pflanze, weiter südlich, besonders bei günstiger Gestaltung der sonstigen Vegetationsbedingungen, ein weiter Spielraum des Lichtgenusses gegönnt ist.

Die hochnordische Holzpflanze ist, so dürfen wir nach unseren bisherigen Beobachtungen annehmen, an der äußersten (nordischen) Grenze ihrer Verbreitungsbezirke einem Lichtgenusse ausgesetzt, welcher keine weitere Unterschreitung zulässt. Sie empfängt daselbst gerade jene Lichtmenge, welche eben noch mit ihrer Existenz verträglich ist; es ist dies eben die größte Lichtmenge, welche der Standort bei freier Exposition zu bieten vermag, d. i. das gesammte Himmelslicht. Weiter südlich wird der Spielraum des Lichtgenusses (Unterschied zwischen oberer und unterer Lichtgenussgrenze, z. B. 1 bis $^1/_{3\cdot 4}$

für *Betula nana* in Christiania, siehe oben S. 61) immer größer, und soweit eine Verbreiterung dieses Spielraumes wahrnehmbar ist, welche sich zunächst in zunehmender Verzweigung und zunehmender Belaubung ausspricht, so weit ist der verstärkte Zufluss von Licht ein das Gedeihen des betreffenden Gewächses befördernder Factor. Wenn über diese Grenze hinaus, nach dem Süden zu, die Üppigkeit der Pflanze wieder abnimmt, so muss wohl angenommen werden, dass der vermehrte Lichtzufluss einen Überschuss darstellt, welcher ihr bereits abträglich ist.

Holzgewächse von weiter Erstreckung in der Richtung des Meridians wären in Bezug auf den mit der geographischen Breite sich einstellenden Wechsel des Lichtgenusses näher zu untersuchen. Es wäre dies gewiss ein Gegenstand, welcher in pflanzengeographischer Beziehung großes Interesse darböte. Ich habe in dieser Beziehung leider noch keine näheren Untersuchungen anzustellen Gelegenheit gehabt. Doch möchte ich auf die oben (S. 52) erörterte Verzweigung von *Populus pyramidalis* verweisen, welche von Cairo nordwärts zunimmt und — nach bisherigen Beobachtungen — von Wien aus nordwärts abnimmt. Diese Veränderung der Verzweigung steht wohl mit einer gesetzmäßigen Veränderung des Lichtgenusses im Zusammenhange. Zweifellos ist der obere Grenzwert des Lichtgenusses dieses Baumes überall gleich 1, so dass überall dessen Lichtgenuss von 1 bis $\frac{1}{n}$ reicht. In Mitteleuropa hat n offenbar den größten Wert; es hat also die untere Grenze des Lichtgenusses $\left(\frac{1}{n}\right)$ hier den kleinsten Wert. Nach den polaren und äquatorialen Grenzen der Verbreitung dieses Baumes zu wird n kleiner, also der untere Grenzwert des Lichtgenusses immer größer. — Bei hochnordischen Holzgewächsen, z. B. bei *Betula nana*, fällt der untere mit dem oberen Grenzwerte des Lichtgenusses an der arktischen Verbreitungsgrenze (nahezu) zusammen und wird (nahezu) gleich 1. — Einige an *Betula verrucosa* angestellte Beobachtungen sprechen gleichfalls dafür, dass der Lichtgenuss 1 bis $\frac{1}{n}$ sich

nach Norden und nach Süden in der angegebenen Weise gesetzmäßig verändert. Der Lichtgenuss von *Betula verrucosa* beträgt in Wien 1 bis $^1/_9$.[1] In Drontheim fand ich als untere Grenze $^1/_4$ bis $^1/_6$ (siehe oben S. 57). In Meran (Südtirol) habe ich an dieser Birke gleichfalls ein hohes Lichtminimum (untere Grenze des Lichtgenusses), nämlich $^1/_5$ bis $^1/_6$, beobachtet.

Ich habe diesen Auseinandersetzungen noch die Bemerkung beizufügen, dass nach den von mir angestellten Lichtmessungen der Zu-, beziehungsweise Abnahme des relativen Lichtgenusses stets eine Zu-, beziehungsweise Abnahme des absoluten Lichtgenusses entsprach. Beispielsweise fällt die untere Lichtgenussgrenze — auf die größte Helligkeit der Vegetationsperiode berechnet — von Meran bis Wien von 0·28 auf 0·16 und steigt von hier bis Drontheim auf 0·22. (In Betreff der Erklärung des Zustandekommens dieser Gesetzmäßigkeit vergl. oben S. 54 und 55.)

Zusammenfassung der Hauptresultate.

1. Der vom Verfasser schon früher bezüglich anderer Vegetationsgebiete geführte Nachweis, dass mit Zunahme der geographischen Breite die zur Existenz der Pflanze erforderliche Lichtstärke steigt, hat im arktischen Gebiete eine neuerliche Bestätigung gefunden.

Der Lichtgenuss der an den arktischen Vegetationsgrenzen auftretenden Pflanzen nähert sich zumeist dem möglichen Maximum (= 1). Die hocharktische Pflanze bietet ihr Laub dem vollen Tageslichte dar und verträgt in der Regel nur eine geringe Einschränkung des Lichtgenusses. Diese Einschränkung wird weder durch Selbstbeschattung, noch durch Überschattung seitens eines anderen Gewächses bewirkt; sie ist vielmehr — bis zu einer nicht weitgehenden Grenze — durch die Configuration des Bodens, welche einen Theil des Himmelslichtes abschneidet, bedingt.

2. Die Höhe des Lichtgenusses im hocharktischen Gebiete ist eine Folge der niederen Temperaturen zur Vegetationszeit. Es hat sich nämlich das schon früher vom Verfasser ausgesprochene Gesetz auch rücksichtlich des hohen Nordens

[1] Lichtgenuss, S. 657. Die hier genannte *Betula alba* L. ist *B. verrucosa*.

bewahrheitet: dass nämlich die zur Existenz einer Pflanze erforderliche Lichtstärke desto höher ist, je kälter die Medien sind, in welchen die Pflanze ihre Organe ausbreitet.

Der Strauch- und Baumvegetation ist bei ihrer Wanderung in der Richtung nach dem Pole weniger durch die Winterkälte, als durch ihr gegen die arktischen Vegetationsgrenzen hin steigendes Lichtbedürfnis — welches aber wieder in der gegen den Pol zu abnehmenden Lichtstärke seine Schranken findet — eine Grenze gesetzt.

3. Den an der arktischen Vegetationsgrenze (Adventbai) auftretenden Pflanzen mangeln fast durchgängig Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls gegen Lichtwirkung. Sie setzen sich dadurch in Gegensatz zu Steppen- und Wüstenpflanzen, welche in der Regel sehr ausgiebigen Chlorophyllschutz besitzen. Auch hieraus ergibt sich, dass die arktische Pflanze an der Grenze ihres Lichterfordernisses angelangt, die Wüsten- und Steppenpflanzen hingegen einem Lichtüberschusse ausgesetzt sind.

4. Das Blatt der hocharktischen Pflanze ist in der Regel sehr stumpf in seinen die Orientierungsbewegungen zum Lichte bedingenden Reactionen, ja in manchen Fällen ohne jede solcher Reactionen, es ist dann aphotometrisch (z. B. das Blatt der *Cassiope tetragona*), gewöhnlich panphotometrisch im Übergange zur aphotometrischen Ausbildung. Es sucht das stärkere Licht, ohne sich zum stärksten diffusen Lichte (Oberlicht) genau senkrecht zu stellen. Der hiedurch dem Blatte erwachsende Nachtheil ist aber ein geringer, da das Oberlicht im hocharktischen Gebiete im Vergleiche zum mittleren (diffusen) Vorderlichte verhältnismäßig wenig stark ist (vergl. oben S. 8). Nur selten kommt es vor, dass eine Pflanze dieses Gebietes bei beschränkter Tagesbeleuchtung die Tendenz zur euphotometrischen Ausbildung zeigt *(Salix polaris)*, d. h. ihre Blätter senkrecht auf das stärkste ihm dargebotene diffuse Licht stellt.

5. Die hocharktische Pflanze ist nur einer geringen Wirkung des directen (parallelen) Sonnenlichtes ausgesetzt, welche erst bei einem Sonnenstande von 15° beginnt merklich zu werden und im günstigsten Falle (mittags am 21. Juni) nur etwas

über 30° reicht (in der Adventbai erreicht die Sonne am 21. Juni zu Mittag einen Stand von 35°15′). Das parallele Sonnenlicht erreicht hier höchstens die Intensität des diffusen Lichtes, und das gemischte Sonnenlicht ist also höchstens doppelt so stark als das diffuse Licht.

Die hocharktische Pflanze steht in Bezug auf die Intensität der Beleuchtung im vollen Gegensatze zur hochalpinen Pflanze (in mittleren Breiten), welche bei einem bis über 60° reichenden Sonnenstande der Wirkung des parallelen Lichtes ausgesetzt ist, dessen Intensität dreimal größer werden kann als die des diffusen Lichtes; das gemischte Sonnenlicht kann also viermal so stark wie das diffuse Licht werden.

Ein weiterer Unterschied in der Beleuchtung der hocharktischen und der hochalpinen Pflanze besteht darin, dass die tägliche Lichtsumme, welche die letztere empfängt, schon im Beginne und am Schlusse der Vegetationsperiode größer ist als jene, welche erstere zur Zeit des höchsten Sonnenstandes erhält.

6. Die Beeinflussung der Vegetation durch die infolge der Terrainneigung veränderte Bestrahlung ist in mittleren Breiten sehr auffallend, und in bestimmten Seehöhen tritt die verschiedene, durch die Bodenneigung bedingte Verschiedenartigkeit der Bestrahlungswirkung auf die Pflanze sehr stark hervor, indem die südlichen Hänge noch mit Pflanzen bedeckt sein können, während die nördlichen schon vegetationslos sind. Man hat die in mittleren Breiten gewonnenen Resultate nur allzusehr verallgemeinert. Vergleichende Untersuchungen haben gezeigt, dass kein Vegetationsgebiet existiert, in welchem die auf verschieden gegen die Himmelsrichtung geneigtem Terrain auftretende Vegetation von der directen Einwirkung der Sonnenstrahlen auf die Pflanzenorgane in so geringem Grade beeinflusst wird, als das hocharktische Vegetationsgebiet.

7. Eingehende Untersuchungen wurden über den Lichtgenuss der polaren Holzgewächse (insbesondere der Bäume) angestellt. Es wurde nachgewiesen, dass der Lichtgenuss dieser Gewächse mit der Zunahme der geographischen Breite wächst. Bei einigen Holzgewächsen *(Betula nana, Sorbus aucuparia)* wurde constatiert, dass ihr Lichtgenuss an der arktischen

Grenze ihrer Verbreitung nahezu das mögliche Maximum (= 1) erreicht.

8. Es wurde auch die Baumgestalt in ihrer Beziehung zur Beleuchtung untersucht. Bezüglich der Pyramidenbäume wurde Folgendes constatiert: Das Sonnenlicht der niedrig stehenden Sonne kommt dem Pyramidenbaume zugute, und die durch hohen Sonnenstand bedingte Strahlung wird ihm nicht gefährlich. Mit dem Höhenwuchs emancipiert er sich von dem immer mehr und mehr geschwächt in seine Krone dringenden Zenithlicht und macht sich fortwährend das ihm trotz Höhenwuchs in annähernd gleichem Maße förderliche Vorderlicht zunutze. Der Pyramidenbaum erscheint somit sowohl den Beleuchtungsverhältnissen nördlicher als südlicher Klimate angepasst.

9. Mit dem steigenden Lichterfordernisse nimmt der Grad der physiologischen Verzweigung der Holzgewächse ab und erreicht an der polaren Verbreitungsgrenze ein Minimum. Es scheint, als wenn auch mit steigendem Lichtüberschusse der Verzweigungsgrad abnehmen und zu einem zweiten Minimum führen würde.